



ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES



Tesis Doctoral
 Francisco J. Serrano Alarcón

TESIS DOCTORAL

Ecomorfología y evolución del aparato volador aviano:
Implicaciones aerodinámicas en el vuelo de las aves
basales

PhD Thesis

Ecomorphology and evolution of the avian flying system:
Aerodynamic implications for the flight of stem birds

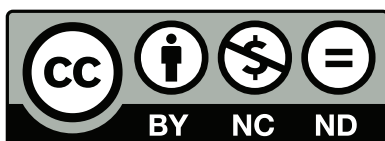
Realizada por / Authored by
Francisco José Serrano Alarcón

Dirigida por / Supervised by
Prof. Dr. José Luis Sanz García
&
Prof. Dr. Carlos Paul Palmqvist Barrena

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y GEOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

AUTOR: Francisco Serrano Alarcón

EDITA: Publicaciones y Divulgación Científica. Universidad de Málaga



Esta obra está sujeta a una licencia Creative Commons:

Reconocimiento - No comercial - SinObraDerivada (cc-by-nc-nd):

[Http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es](http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/es)

Cualquier parte de esta obra se puede reproducir sin autorización
pero con el reconocimiento y atribución de los autores.

No se puede hacer uso comercial de la obra y no se puede alterar, transformar o hacer
obras derivadas.

Esta Tesis Doctoral está depositada en el Repositorio Institucional de la Universidad de
Málaga (RIUMA): riuma.uma.es

Memoria presentada para
optar al grado de Doctor
en Biología

Visado en Málaga
Diciembre de 2014

El Licenciado

El Director

El Director

Fdo.: Don Francisco José
Serrano Alarcón

Fdo.: Prof. Dr. José Luis
Sanz García

Fdo.: Prof. Dr. Carlos Paul
Palmqvist Barrena

José Luis Sanz García, Catedrático de Paleontología en el Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid, y Carlos Paul Palmqvist Barrena, Catedrático de Paleontología en el Departamento de Ecología y Geología de la Universidad de Málaga, acreditan que,

Francisco José Serrano Alarcón, Licenciado en Biología, ha realizado, en el Departamento de Ecología y Geología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, las investigaciones contenidas en la presente memoria de Tesis Doctoral, titulada: **Ecomorfología y evolución del aparato volador en las aves: Implicaciones aerodinámicas en el vuelo de las aves basales.**

Como directores de la tesis, consideramos que la presente memoria reúne todos los requisitos para ser sometida a juicio de la Comisión correspondiente, por lo que autorizamos su exposición y defensa pública para la obtención del Grado de Doctor en Biología con la mención de Doctor Internacional.

Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, firmamos la presente acreditación en Málaga, a 11 de Diciembre de 2014.

Prof. Dr. José Luis Sanz García

Prof. Dr. Carlos Paul Palmqvist Barrena

MEMORIA PRESENTADA PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA
CON MENCIÓN INTERNACIONAL.

Directores/Supervisors:

Prof. Dr. José Luis Sanz García

Prof. Dr. Carlos Paul Palmqvist Barrena

Miembros del tribunal evaluador/Examining committee:

Presidente/Chair: Prof. Dr. Luis María Chiappe. Natural History Museum of

Los Ángeles (California, Estados Unidos).

Secretario/Secretary: Dr. Juan Antonio Pérez Claros. Universidad de Málaga.

Vocal/Member 1: Prof. Dr. José Meseguer Ruiz. Universidad Politécnica de

Madrid.

Vocal/Member 2: Prof. Dr. Adriá Casinos Pardo. Universitat de Barcelona.

Vocal/Member 3: Dr. Jesús Marugán Lobón. Universidad Autónoma de Madrid.

Suplentes/Substitutes:

Dr. Francisco de Borja Figueirido Castillo. Universidad de Málaga.

Dr. Corwin Sullivan. Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology
(Beijing, China).

Evaluadores externos/External examiners:

Dr. Jorge Cubo. Université Pierre et Marie Curie, Sorbonne Universités (París,
Francia).

Dr. Nicolás Campione. Uppsala University (Uppsala, Suecia)

A Patri, portadora de mis alas

ÍNDICE

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN 7

Sobre Paleontología Evolutiva y Morfología Funcional.....	9
Sobre el clado Aves.....	14
1. Anatomía del aparato volador de las aves modernas.....	15
1.1. El esqueleto poscraneal y la estructura interna del ala.....	15
1.2. Las plumas y la estructura externa del ala.....	26
2. El vuelo aviano.....	29
2.1. Fundamentos de Aerodinámica.....	30
2.2. Factores aerodinámicamente influyentes.....	39
2.3. Requisitos estructurales y mecánica del ala.....	48
2.4. Modos de vuelo en aves modernas.....	56
3. Historia y filogenia.....	64
Objetivos generales y planteamiento de hipótesis.....	81

Capítulo 2. MATERIAL Y MÉTODOS 85

Base de datos.....	87
1. Material del clado Aves.....	87
1.1. Muestra de aves basales.....	87
1.2. Muestra de Neognathae.....	91
2. Morfometría.....	97
2.1. Medidas esqueléticas.....	98
2.2. Medidas básicas aerodinámicas.....	101
Metodología y Análisis estadísticos.....	104
3. Modelos de regresión lineal.....	104

3.1. Regresión Simple.....	105
3.2. Regresión Múltiple.....	109
3.3. Capacidad de predicción y generalización.....	112
4. Análisis de Componentes Principales (ACP).....	114
5. Método comparado.....	117
5.1. Elaboración de cladogramas.....	118
5.2. Señal filogenética.....	124
5.3. Contrastes filogenéticamente independientes (CI).....	125
5.4. Reconstrucción de estados ancestrales (SCP).....	126

Capítulo 3. ESTIMACIÓN DE MASAS Y EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN AVES BASALES **129**

Antecedentes y problemática.....	133
1. Modelos propuestos de estimación de masa corporal.....	134
2. Fuentes de error en las ecuaciones alométricas.....	139
2.1. Sesgos procedentes de la muestra de aves modernas.....	139
2.2. Sesgos inherentes a los taxones basales.....	143
Procedimiento y Estimaciones.....	146
3. Obtención de los modelos.....	146
3.1. Control de sesgos estadísticos.....	148
3.2. Control de sesgos procedentes de la estimación en estudios paleontológicos.....	155
3.3. Control <i>post-hoc</i> del efecto adaptativo.....	165
4. Masa corporal de las aves basales.....	173
4.1. Inferencias resultantes.....	173
4.2. Comparación de los resultados con estimaciones publicadas previamente.....	177
Tendencias evolutivas del tamaño corporal en aves basales.....	181

Capítulo 4. AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO 187

Antecedentes y problemática	189
1. Variables básicas y parámetros aerodinámicos.....	189
2. Modelos e interpretaciones en aves basales.....	192
Procedimiento y Estimación	196
3. Variables aerodinámicas básicas.....	196
3.1. Envergadura alar.....	196
3.2. Superficie de sustentación.....	205
4. Parámetros derivados.....	217
4.1. Carga alar	217
4.2. Alargamiento.....	222
4.3. Frecuencia de aleteo.....	227
Análisis y caracterización del vuelo aviano	236
5. El vuelo de las neognatas modernas.....	238
6. El vuelo de las aves basales.....	244
6.1. Características aerodinámicas de Archaeopterygidae.....	246
6.2. Características aerodinámicas de Jeholornithidae.....	252
6.3. Características aerodinámicas de Confuciusornithidae.....	258
6.4. Características aerodinámicas de Sapeornithidae.....	264
6.5. Características aerodinámicas de Enantiornithes.....	268
6.6. Características aerodinámicas de Ornithuromorpha basales.....	266

Capítulo 5. VARIACIÓN Y EVOLUCIÓN MORFOFUNCIONAL DE LOS HUESOS ALARES DE LAS AVES 285

Antecedentes y problemática	287
1. Morfología funcional de los huesos del ala.....	287

1.1. Los elementos alares como vigas para resistir esfuerzos	287
1.2. Los elementos alares como palancas para transmitir fuerzas.....	291
2. Inferencias funcionales previas sobre las aves basales.....	293
Análisis de la variación morfológica de los huesos del ala.....	297
3. Procedimiento.....	297
4. Análisis.....	300
4.1. Primer ACP.....	300
4.2. Segundo ACP.....	302
Variación morfológica observada y su interpretación funcional.....	305
5. Cambios alométricos en la extremidad anterior de las aves.....	306
5.1. Variación en robustez de los huesos alares (CP1).....	306
5.2. Interpretación funcional del cambio alométrico en robustez.....	311
6. Cambios morfológicos no alométricos en la extremidad anterior de las aves.....	315
6.1. Variación en la cresta deltopectoral, el radio y el dedo I (CP2).....	315
6.2. Interpretación funcional del cambio morfológico del CP2....	322
6.3. Variación en la cresta bicipital, en la altura del metacarpal alular y en la región distal de la mano (CP3).....	328
6.4. Interpretación funcional del cambio morfológico del CP3....	334
6.5. Variación en la curvatura ulnar y en la primera falange del dedo II (CP4).....	338
6.6. Interpretación funcional del cambio morfológico del CP4....	343

CONCLUSIONES 345

Bondad de las estimaciones de la masa corporal y de los parámetros aerodinámicos en las aves basales.....	347
--	-----

Cambio morfológico de los huesos del ala y su interpretación funcional.....	348
Modo de vuelo de las aves basales.....	350
Patrones macroevolutivos en el linaje aviano.....	356

SUMMARY AND CONCLUSIONS **361**

AGRADECIMIENTOS **387**

BIBLIOGRAFÍA **391**

ANEXOS **417**

Anexo 1.....	417
Anexo 2.....	439
Anexo 3.....	445
Anexo 4.....	449
Anexo 5.....	461

INTRODUCCIÓN

There is grandeur in this view of life, [...] that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.

(Hay grandeza en esta concepción de la vida, [...] que mientras este planeta ha ido girando según la constante ley de la gravitación, se han desarrollado y se están desarrollando, a partir de un comienzo tan sencillo, infinidad de formas cada vez más bellas y maravillosas).

Charles Darwin

Sobre Paleontología Evolutiva y Morfología Funcional

La Paleontología es la ciencia que trata de esclarecer los cambios sufridos por los organismos a lo largo de su historia, mediante el estudio de los restos fosilizados de las especies pretéritas, por lo que esta disciplina proporciona la dimensión temporal de los fenómenos evolutivos. Así, el propio Charles Darwin se dio cuenta de la importancia que tenía el registro fósil para estudiar la historia de la vida, pues se trata del único archivo que aporta pruebas fidedignas sobre la existencia de transiciones evolutivas, tal y como postulaba su teoría. La publicación de “El Origen de las Especies” (1859) otorgó un contexto histórico-evolutivo para los estudios biológicos, en particular, y para el pensamiento científico, en general. Lo que quedaría resumido en la célebre frase del genetista de origen ucraniano Theodosius Dobzhansky “Nada tiene sentido en Biología si no es a la luz de la evolución”.

Dentro de la Biología Evolutiva, la Paleontología se centra en dar respuesta en un marco temporal a dos cuestiones fundamentales, que están entrelazadas: el *cómo* se ordena la naturaleza y el *por qué* de dicho orden. La primera se aborda empleando modelos que describen el orden del mundo natural en base a criterios temporales y jerárquicos. Un modelo temporal describe una secuencia lineal de fósiles ordenada según sus intervalos estratigráficos, lo que permite observar la variación de los taxones a lo largo del tiempo (vg., Robeck *et al.* 2000, Barret *et al.* 2009, Manion *et al.* 2011). En cambio, un modelo jerárquico permite obtener diagramas de parentesco entre los taxones, basados en una ordenación parsimoniosa de datos descriptivos, como caracteres morfológicos o moleculares (Grande y Rieppel 1994). Inicialmente, la reconstrucción genealógica de un grupo de organismos se basó, según la escuela evolutiva clásica, en criterios de semejanza fenotípica, en la cercanía al ancestro común y en el grado de especialización (Simpson 1945, Mayr y Ashlock 1969). Sin embargo, su aplicabilidad era bastante problemática, pues algunos criterios no estaban bien definidos (Sanz 2002). Apareció entonces una nueva escuela, la sistemática filogenética o cladística, de la mano de Will Hennig (1950, 1968). Sus reconstrucciones filogenéticas (cladogramas) se basan en el concepto de “sinapomorfía”, el cual hace

referencia a un carácter derivado (apomórfico), presente en dos o más taxones y en su ancestro más próximo. Los taxones que comparten una o más sinapomorfías forman un clado o grupo monofilético, definible como un grupo de organismos que incluye al ancestro común más reciente de todos sus miembros y a todos sus descendientes. Los grupos establecidos en base a “simplesiomorfías”, es decir, por compartir rasgos primitivos (plesiomórficos), son taxones parafiléticos, que engloban al antecesor más cercano y a una parte de sus descendientes. Las sinapomorfías y las simplesiomorfías se definen sobre estructuras “homólogas” que tienen un origen común. Sin embargo, dos taxones cuyo antecesor común sea lejano pueden compartir también rasgos, en este caso adquiridos independientemente. Esta semejanza se denomina “convergencia” y la agrupación en base a ella resulta en un taxón polifilético. En un contexto cladista, el único agrupamiento válido para la reconstrucción filogenética de los organismos es el taxón monofilético.

A partir de los modelos obtenidos, la segunda cuestión que aborda la Biología Evolutiva se centra en los procesos que explican dichos modelos, es decir, en los mecanismos que han dado lugar al ordenamiento natural encontrado. Estos procesos han podido actuar a diferentes niveles: intraespecífico (vg., procesos microevolutivos) y supraespecífico (vg., procesos macroevolutivos). Los fenómenos microevolutivos son aquellos cambios que ocurren en las especies en una dimensión temporal reducida, por lo que se pueden observar en la escala de tiempo humana. Estos cambios son consecuencia de la interacción entre la selección natural, el ambiente y el acervo genético de la especie. Las variaciones genéticas que tienen lugar en el seno de las poblaciones se deben a la mutación, al flujo de genes (migración desde otras poblaciones o introgresión génica por hibridación con otras especies), a la deriva genética, al apareamiento no aleatorio o, en definitiva, a la propia acción de la selección natural (McNamara 2006). Por otra parte, los fenómenos macroevolutivos comprenden los cambios experimentados por clados de nivel superior al de especie y ocurren a una escala temporal mucho mayor (vg., la escala geológica). Debido a que no son observables directamente, los fenómenos macroevolutivos son procesos hipotéticos que han de ser inferidos. El estudio de estos procesos es más complejo que el de los modelos pues, en palabras de Stephen Jay Gould *“los procesos no fosilizan, de forma que el registro fósil solo contiene resultados”* (Gould, 1995). De ello se deriva que para analizar los procesos evolutivos no basta con el enfoque clásico de la Paleontología, centrado en el estudio de sucesos contingentes, de carácter irreplicable y sujetos al

tiempo, como es la trama de ancestros-descendientes de un cladograma. Hay que ir más allá y enfocar la investigación sobre fenómenos de naturaleza atemporal. Así, la aparición de las primeras aves con capacidad de vuelo activo, hace unos 150 millones de años (Ma), es un suceso irreplicable, mientras que la biomecánica del vuelo de un tetrápodo volador, sujeto a unas determinadas condiciones físicas, es un fenómeno atemporal.

El estudio de un fenómeno atemporal, como el vuelo de los vertebrados, sobre organismos extintos que no pueden ser observados, solo puede llevarse a cabo mediante una comparación morfológica. Conforme a la biomorfodinámica, la forma (rasgos fenotípicos y las porciones anatómicas que los evidencian) y la estructura (relación topológica de los rasgos fenotípicos) que un organismo puede presentar no tienen infinitas posibilidades, sino que están limitadas por tres factores causales: el factor histórico-filogenético, el factor fabricacional y el factor funcional-adaptativo (Seilacher 1970, 1991), a los que se sumaría un cuarto factor, el ambiente efectivo en el que se materializan (Gould y Lewontin 1979). En primer lugar, el factor filogenético se refiere al legado histórico que hereda el organismo del ancestro de su grupo monofilético, contenido en sus programas genéticos y epigenéticos. Los taxones, por tanto, tendrán planes estructurales muy estables (bauplan) y procesos de desarrollo embrionario muy canalizados, lo que representa importantes restricciones para el cambio evolutivo (Waddington 1957, Alberch 1989, Seilacher 1991). Por otra parte, el factor fabricacional hace referencia a las restricciones impuestas por la propia naturaleza de los biomateriales que componen al organismo y su manera de crecer, debido a sus propiedades físico-químicas y a sus interacciones durante el desarrollo (Seilacher 1991). Por último, el factor adaptativo se relaciona con la función de aquellos componentes del organismo que aumentan su eficacia biológica, viniendo limitado por las restricciones que derivan de los otros dos factores, lo que se traduce en el bricolaje evolutivo. Así, una estructura puede ser modelada por selección natural para ajustarla a un determinado óptimo funcional, lo que representa el concepto de adaptación. Pero una estructura también puede ser funcional sin que la selección haya mediado desde un primer momento, es decir, la actividad beneficiosa para el organismo de dicho rasgo se puede haber adquirido secundariamente, de forma oportunista, por lo que su configuración actual no vendría determinada por el incremento de aptitud que confiere su posesión; esto sería una exaptación (Gould y Vrba 1982). Obviamente, el factor adaptativo es el más importante si se desea realizar inferencias funcionales sobre los organismos ya

extintos, pero un estudio de este tipo resultaría incompleto si no se tienen en cuenta los otros tres factores, ya que la selección natural opera sobre la variabilidad limitada que permiten el legado filogenético (vg., canalización del desarrollo, naturaleza y propiedades de los biomateriales) y los rasgos que emergen de la construcción de la forma orgánica (vg., características derivadas del empaquetamiento físico de los biomateriales) y el ambiente efectivo en el que tiene lugar la morfogénesis (De Renzi 2009).

Además, la relación de la forma con el tamaño del organismo (alometrías) se traducen también en una serie de limitaciones que actúan bidireccionalmente. Así, las restricciones físicas que operan sobre la forma de las extremidades de un elefante serán diferentes a aquellas que lo hacen sobre el diseño de las de una musaraña. Pero, de igual manera, la forma y el género de vida imponen restricciones al tamaño de los organismos; así, un ave voladora tiene que mantener su masa corporal dentro de unos límites estrictos para poder volar. Sea en una dirección u otra, los cambios de forma asociados a un cambio de tamaño (alometría) se producen como compensación frente a necesidades dependientes del área superficial del cuerpo (vg., difusión, fricción y pérdida de calor), del área de la sección transversal (vg., resistencia al estrés y tasa metabólica) y del volumen (masa corporal y flotabilidad) (McMahon y Bonner 1986). Este cambio alométrico se puede atribuir a procesos adaptativos diferentes de aquellos que operan sobre el cambio morfológico no relacionado con el tamaño (Huxley 1932, Gould 1975). La variación alométrica puede darse a tres niveles diferentes (Gould 1966, Cheverud 1982, Klingenberg 1996): a nivel ontogenético, en el que la variación está ligada al cambio de tamaño ocurrido durante el desarrollo de los individuos; a nivel intra- o interespecífico, lo que hace referencia al cambio alométrico entre individuos que se encuentran en la misma fase ontogenética; y a nivel evolutivo, abarcando la variación morfológica asociada con el cambio de tamaño de los linajes en el seno de un clado. Dado que la evolución, en gran medida, se puede atribuir a los cambios experimentados en los programas de desarrollo ontogenético (fenómenos de heterocronía), estos tres niveles de alometría se encuentran interrelacionados (Swiderski 2003).

El propio Aristóteles, en su tratado *Partes de los animales*, estableció ya una relación entre la forma de una estructura y su función: “*la naturaleza crea los órganos para la función, pero no la función para los órganos*”. Sin embargo, esta relación unidireccional no está tan clara y, a día de hoy, el cómo influye la forma en la función y

cómo la función lo hace sobre la forma siguen siendo objetos de debate. Sea de una manera u otra, el papel que desempeña una determinada estructura se va a reflejar, en mayor o menor medida, en su morfología (dependiendo de los otros tres factores de Seilacher). La Morfología Funcional es el área de conocimiento que se encarga de estudiar la relación entre forma y función. Desde un punto de vista paleontológico, la investigación morfofuncional tratará de retrodecir las funciones de los organismos pretéritos a partir de sus restos fosilizados. Para ello, basándonos en la filogenia de un grupo monofilético, hay que estudiar las estructuras que son homólogas entre los linajes actuales y los extintos. En ese caso, si se conoce la función en los representantes vivos, dicha información se puede inferir para los taxones representados en el registro fósil (Fig. 1.1; Raup y Stanley 1971, Lauder 1995, Sanz 2002). Este planteamiento metodológico constituye la base conceptual en la que se apoya la presente Tesis Doctoral, con objeto de estudiar las características funcionales del vuelo en los miembros basales del clado Aves presentes durante el Mesozoico, a partir del estudio del vuelo de las aves modernas.

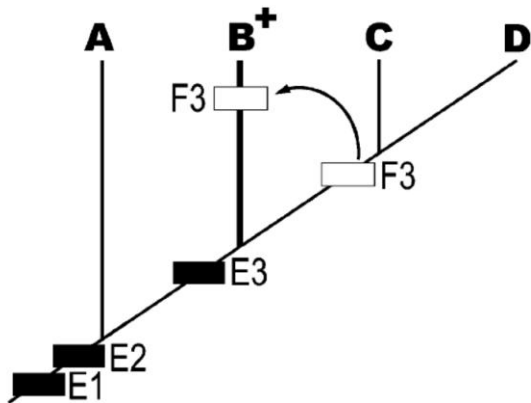


Figura 1.1. Método filogenético en análisis funcional. B⁺ es un taxón extinto. ABCD es un taxón monofilético agrupado por las sinapomorfías E1 y E2. El taxón BCD también es monofilético en base al carácter sinapomórfico E3. Dicho carácter tiene una determinada función (F3) que es observable en los taxones vivos C y D. Por tanto, esta función F3 puede ser inferida en el grupo extinto B⁺. Extraído de Sanz (2002).

Sobre el clado Aves

Con más de 10.000 especies, las aves constituyen el grupo más abundante y diversificado de tetrápodos actuales. Este linaje, que tiene una historia de unos 150 Ma, debe gran parte de su éxito evolutivo a su modo de locomoción. Junto a los murciélagos, cuya diversidad representan un 22% del conjunto de los mamíferos, y a los pterosaurios del Mesozoico, las aves son los únicos vertebrados que han explotado el desplazamiento mediante vuelo activo. Pero, a diferencia de los dos grupos citados anteriormente, la selección natural ha operado sobre las aves permitiendo que su plan corporal se diferencie de la condición cuadrúpeda a través de un desacoplamiento funcional de las extremidades anteriores y posteriores (ver Gatesy y Dial 1996, Dececchi y Larsson 2013, Puttick *et al.* 2014). Es decir, las alas y las extremidades posteriores actúan independientemente, lo que permite a un mismo individuo desplazarse de manera eficiente en diferentes medios (vg., aéreo, acuático y terrestre), excepto aquellas aves que están altamente especializadas en uno de ellos (vg., vencejos, pingüinos y avestruces, respectivamente). Como veremos a lo largo de esta memoria, la adaptación hacia el vuelo (incluyendo preadaptaciones y exaptaciones) implicó un conjunto de cambios en la estructura esquelética aviana. Además, los condicionantes de la locomoción aérea produjeron también una serie de cambios fisiológicos, que se reflejan en diferentes órganos, como por ejemplo el desarrollo del sistema respiratorio parabronquial con sacos aéreos (ver Maina 2006), cuya discusión pormenorizada rebasa los límites de este trabajo.

A continuación se sientan las bases para llevar a cabo el estudio morfofuncional del vuelo en el linaje de las aves. Para ello, y siguiendo con el marco teórico explicado anteriormente, consideraremos que el vuelo es nuestro fenómeno atemporal, el cual se debe estudiar en las aves modernas a través de la relación entre morfología (anatomía interna y externa) y función (vuelo). Así, en el primer apartado de la introducción se llevará a cabo una descripción del plan corporal de las aves modernas. A continuación, en el segundo apartado se explicarán las condiciones físicas que rigen durante el vuelo de las aves y su relación con los rasgos anatómicos. Por último, en el tercer apartado se describirá el modelo genealógico sobre el que se va a inferir dicho fenómeno atemporal, es decir, las relaciones filogenéticas dentro del clado Aves.

Hay que mencionar que debido a que el objeto principal de nuestro estudio son los mecanismos del vuelo, aquellas estructuras esqueléticas no implicadas directamente en este tipo de locomoción se tratan con menor profundidad. Sin embargo, dicho tratamiento será lo suficientemente extenso como para contextualizar los elementos que conforman las alas dentro del plan corporal general de un ave. Esto permitirá llevar a cabo posteriores discusiones sobre la evolución del grupo en las que el enfoque sea anatómicamente más amplio.

1. Anatomía del aparato volador de las aves modernas

1.1. El esqueleto poscraneal y la estructura interna del ala

Con objeto de usar una terminología ampliamente extendida entre los investigadores ornitológicos, la nomenclatura empleada para describir los elementos del esqueleto poscraneal, tanto en este apartado como a lo largo de la tesis, ha seguido básicamente el atlas anatómico de Baumel *et al.* (1993). Los ejes y los planos corporales de referencia, así como el esqueleto completo de un ave, se muestran en la figura 1.2.

Esqueleto axial

El número de vértebras varía entre los grupos actuales de aves, desde 39 en los passeriformes hasta 64 en las ratites (Baumel *et al.* 1993). Las vértebras cervicales y torácicas presentan las superficies anterior y posterior de los centros expandidas, mientras que la región intermedia aparece constreñida, lo que configura una estructura en “silla de montar” conocida como vértebra heterocélica, única en las aves. La región cervical de la columna se compone de tres segmentos, cuyas uniones vertebrales confieren la disposición en S típica del cuello de las aves (Zusi 1962). Las primeras vértebras torácicas presentan costillas completas, que se articulan con las facetas costales del esternón. Estas costillas se componen de un segmento vertebral y un segmento esternal, que se unen angularmente. El segmento vertebral presenta un proceso uncinado, el cual se proyecta dorso-caudalmente para articular con la costilla posterior, lo que parece ayudar a la musculatura encargada de la respiración (Tickle *et al.* 2007). En muchos taxones aparece un número variable de vértebras torácicas (entre 2 y 6) fusionadas en el adulto, dando lugar al *notarium* (Baumel *et al.* 1993).

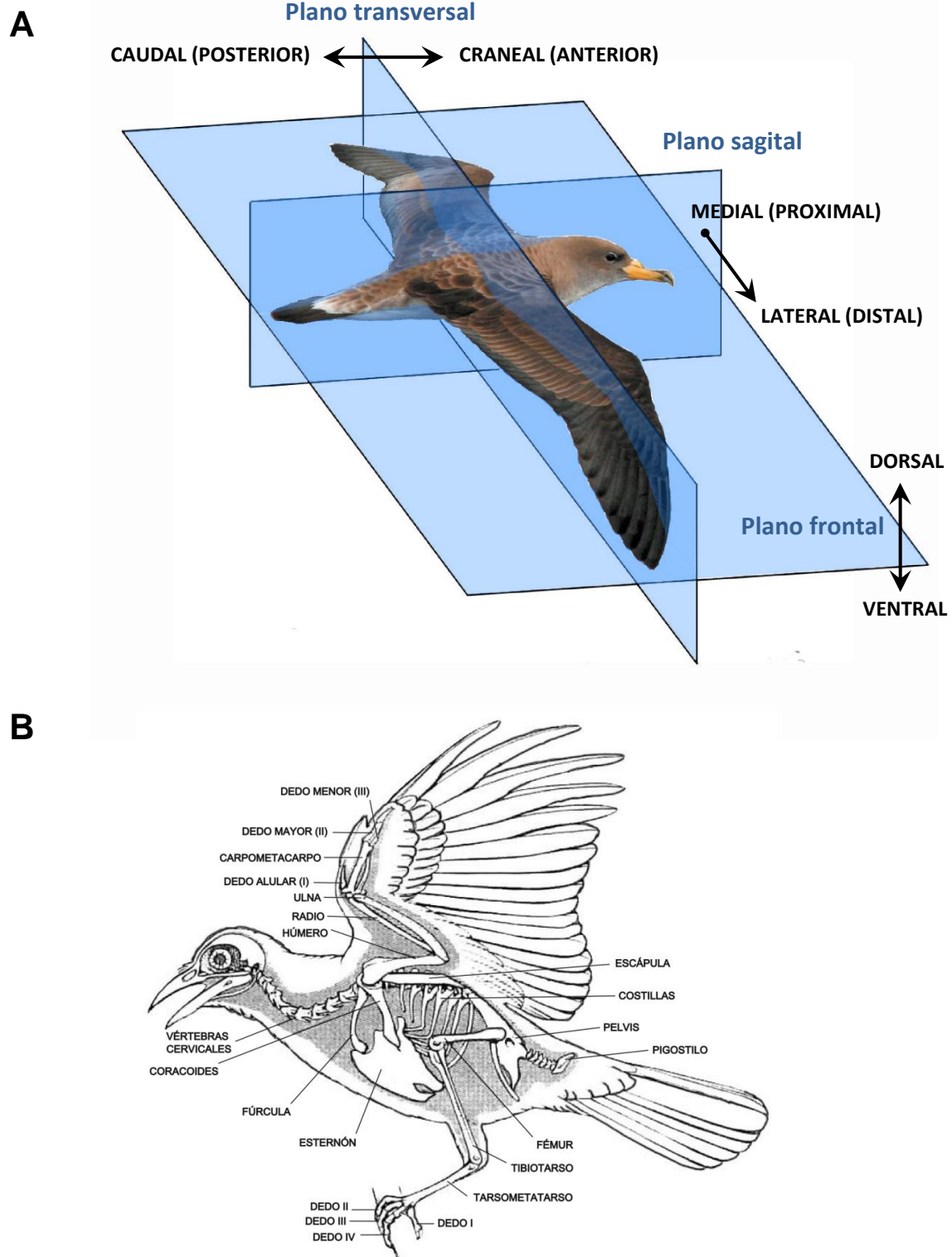


Figura 1.2. (A) Planos de simetría y regiones corporales que delimita cada uno. Imagen de una pardela cenicienta (*Calonectris diomedea*) obtenida de <http://activarednatura2000.com/chinijo-de-mayor-reserva-pesquera-a-joya-de-la-red-natura-2000-marina/pardela-cenicienta-peparcos/>. (B) Esquema general del esqueleto de un ave moderna. Modificada de <http://www.twitt.org/SydHall.html>.

En el esternón se reconocen dos partes, el cuerpo esternal y la quilla (Fig. 1.3). El cuerpo del esternón es dorsalmente cóncavo, constituyendo el soporte de la cavidad torácica. En su margen anterior se encuentran unos surcos que articulan con la región ventral de los coracoides. A lo largo del borde lateral se sitúan las facetas de articulación con las costillas. La región caudal del esternón es muy variable morfológicamente según los grupos, aunque el significado funcional de dicha variabilidad no está claro. La quilla se proyecta ventralmente desde la línea media del cuerpo esternal, como una placa ósea plana, más profunda en su extremo craneal, que se reduce paulatinamente hacia el caudal. La quilla se proyecta antero-ventralmente en el *apex carinae* (ápice), el cual articula con las clavículas. El cuerpo del esternón y la quilla constituyen el área de origen para los paquetes de la musculatura pectoral. Estos músculos están muy desarrollados, pues son los más importantes para el vuelo, al encargarse del movimiento de depresión del ala, por lo que constituyen gran parte de la masa total del ave. Los músculos elevadores son los supracoracoides, que se originan en la membrana esternocoracoclavicular. Se trata de una membrana de tejido conectivo, que se dispone entre el extremo craneal del esternón, el borde medial del coracoides y la cara interna de la clavícula. El esternón y la quilla de las aves actuales tienen un tamaño proporcional al desarrollo de estos músculos, salvo algunas excepciones (Raikow 1985). De este modo, en el caso de las aves no voladoras, una reducción del tamaño del esternón y de la quilla reflejará una reducción de la musculatura de vuelo (Livezey 1995, Nudds y Davidson 2010). Por ejemplo, en el caso del avestruz (*Struthio*) e, igualmente, en el de ciertas ratites fósiles (vg., gastornítidos y forurácidos), se pierde completamente la quilla.

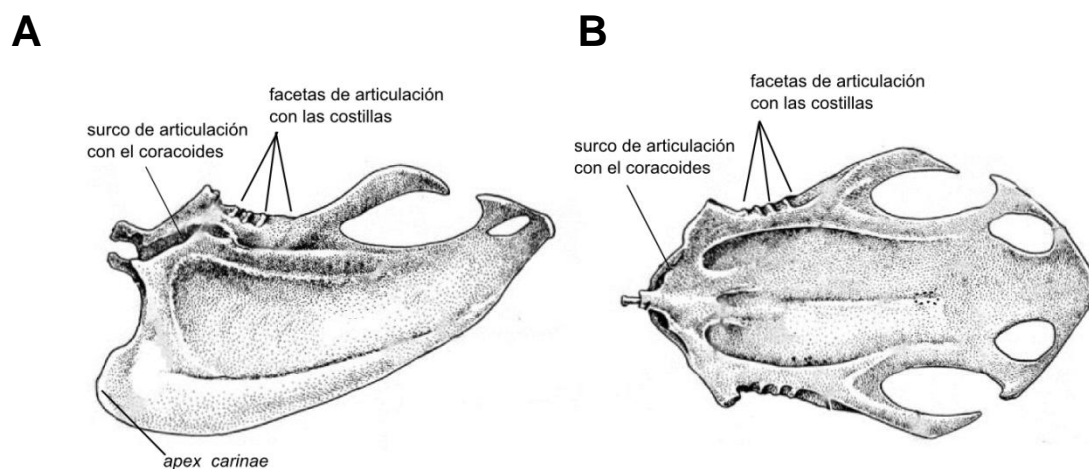


Figura 1.3. Esternón y quilla. (A) Vista lateral. (B) Vista dorsal. Modificado de Baumel *et al.* (1993).

Las últimas vértebras torácicas, las vértebras lumbares y las primeras vértebras caudales se fusionan entre sí, dando lugar al sinsacro, el cual se fusiona a su vez con los huesos coxales de la pelvis. A continuación hay una serie de vértebras caudales libres y finalmente un pigostilo, que es una estructura producto de la fusión de las últimas 3-6 vértebras caudales.

Cintura pectoral

La cintura pectoral se compone de tres pares de elementos óseos: dos clavículas, dos escápulas y dos coracoides. Las clavículas se fusionan en posición ventral (sinostosis interclavicular), dando lugar a una estructura con forma de U en vista frontal, la fúrcula (Fig. 1.4A). En la sinostosis de la mayoría de las aves aparece un proceso que se proyecta ventralmente, denominado hipocleidio, que se une con el ápice de la quilla. En algunas aves, como las fragatas (*Fregata*), los pelícanos (*Pelecanus*) o las grullas (*Grus*), el hipocleidio y la quilla llegan a fusionarse completamente. También hay casos en que la fusión de las clavículas no es completa, pues se unen mediante tejido cartilaginoso, y otros en los que la fúrcula se pierde completamente, como ocurre en la mayor parte de las paleognatas no voladoras (Elzanowski 1989). El extremo dorsal de cada clavícula o rama furcular culmina en una expansión ósea, denominada epicleidio, la cual articula con el extremo dorsal del coracoides, mediante la faceta acrocoracoidea, y con el extremo craneal de la escápula, mediante el proceso acromial.

La escápula (Fig. 1.4C) es un hueso alargado que se extiende hacia la región caudal sobre las costillas, desde el hombro hasta la altura del ilion, aproximadamente. Generalmente, la diáfisis de la escápula es plana, exceptuando la región más cercana a la epífisis, que es cilíndrica. En ella se originan los músculos escápulo-humeral craneal y caudal, implicados en los movimientos de retracción del ala. En el extremo anterior de la epífisis se sitúa el acromion, que es el proceso por el que la escápula se articula con la clavícula. La superficie de articulación de la escápula con el coracoides se sitúa ventral al acromion. En algunas aves, como las garzas (*Ardea*), gaviotas (*Larus*) o gansos (*Branta*), aparece un tubérculo coracoideo, el cual se une a una faceta escapular del coracoides para reforzar la articulación entre ambos huesos (Baumel *et al.* 1993). En la cara lateral y perpendicular al cuerpo de la escápula, se sitúa la superficie glenoidea escapular, que junto a la del coracoides conforman la cavidad glenoidea, donde se articula la cabeza del húmero. La región de la epífisis limitada entre la faceta glenoidea y el acromion sirve de origen para el músculo escápulo-tríceps.

Como se indicó anteriormente, el coracoides (Fig. 1.4B) se articula con un surco del borde anterior del esternón mediante su región ventral, que se expande mediolateralmente desde el proceso lateral hasta el ángulo medial. Este hueso se orienta en posición cráneo-dorso-lateral, de manera que su extremo superior se localiza lateral (o latero-ventral) a la última vértebra cervical. En este extremo superior se sitúa el proceso acrocoracoideo, que articula con el epicleidio de la clavícula, y es donde se origina uno de los paquetes musculares del bíceps. Bajo este proceso se localiza con orientación latero-caudal la porción de la fosa glenoidea que corresponde al coracoides. Opuesto a ella, en la cara medial, se encuentra el surco supracoracoideo, que tiene en su parte ventral una proyección medial, el proceso procoracoideo. Entre este último proceso y la fosa glenoidea se encuentra la superficie de unión con la escápula.

La unión de los tres huesos en el hombro deja un canal, conocido como canal trióseo, por donde pasa el tendón del músculo supracoracoideo, que actúa como una polea en el movimiento de elevación del ala. Algunas aves presentan este canal como resultado de la unión entre la escápula y el coracoides, mientras que en otras, como el martín pescador (*Alcedo*), el canal está formado exclusivamente por el surco supracoracoideo del coracoides, que se ha cerrado (observación personal).

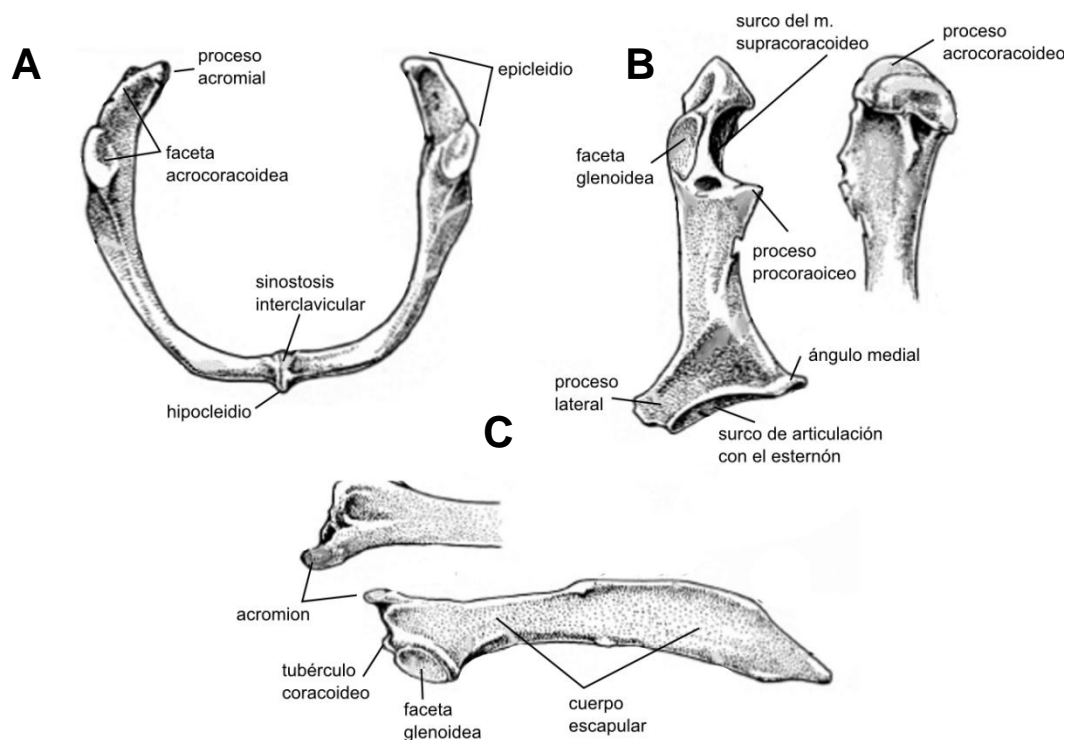


Figura 1.4. Elementos de la cintura pectoral. **(A)** Fúrcula en vista dorsal. **(B)** Coracoides en vista dorsal y detalle del extremo del hombro en vista medial. **(C)** Escápula en vista lateral y detalle del extremo craneal. Modificado de Baumel *et al.* (1993).

Extremidad anterior (ala)

Como en cualquier tetrápodo, el quiridio anterior de las aves se estructura en tres regiones anatómicas: el estilopodio (brazo), formado por el húmero; el zeugopodio (antebrazo), integrado por la ulna y el radio; y el autopodio (mano), que comprende los huesos carpos de la muñeca (ulnar y radial), el carpometacarpo y tres dedos.

El húmero (Fig. 1.5) articula con la cavidad glenoidea de la cintura pectoral a través de la cabeza humeral, situada en su extremo proximal. Así se conforma la articulación del hombro, que permite los movimientos del ala respecto al cuerpo del ave. En la parte dorsal de la epífisis proximal se localiza la cresta deltopectoral, que se proyecta anterodorsalmente. Su región ventral constituye la superficie de inserción de la musculatura pectoral depresora del ala. En cambio, en la región dorsal de la cresta se inserta el deltoides mayor y en el tubérculo dorsal, localizado en su extremo proximal, se inserta el tendón del músculo supracoracoideo. Ambos se encargan del movimiento de elevación del ala. En la parte ventral de la epífisis proximal está la cresta bicipital, proyectada ventralmente y más corta que la cresta deltopectoral. Esta cresta constituye la superficie de origen del bíceps braquial, que es el músculo que flexiona el antebrazo. En el extremo proximal de esta cresta se dispone el tubérculo ventral, donde se insertan varios músculos, relacionados principalmente con la retracción y la rotación del húmero. Entre el tubérculo ventral y la cabeza del húmero se encuentra la *incisura capitis*, que aloja al ligamento escapular de la cavidad glenoidea cuando el ala está plegada. En la cara posterior de la epífisis proximal está la fosa neumotricipital, con un grado de desarrollo muy dispar entre las aves actuales, pues llega a ser doble en algunas, como las gaviotas (observación personal). En esta fosa se encuentra, además, un foramen neumático que aligera el peso del húmero, cuyo desarrollo también varía mucho entre las aves (Baumel *et al.* 1993). En la fosa neumotricipital se insertan los músculos escápulo-humerales, que intervienen en la retracción del húmero. Además, aquí se origina el paquete braquial del tríceps, el húmero-tríceps. En la región craneal de la epífisis, bajo la cabeza del húmero, se encuentra el surco transversal para la unión del ligamento acrocoracohumeral. Además, esta región está ocupada por las superficies de las dos crestas (deltopectoral y bicipital) y por la superficie de inserción del músculo coracobraquial craneal, que interviene en la protracción y depresión del brazo. En la epífisis distal del húmero se localizan, dorsalmente, el epicóndilo dorsal y el proceso supracondilar dorsal, donde se origina el extensor carpo-radial que interviene en la extensión de la muñeca. En algunos grupos este proceso está muy desarrollado (vg.,

paseriformes, albatros, charadriiformes) y en otros, como los apodiiformes, aparece desplazado proximalmente en la diáfisis (Zusi y Bentz, 1982). En la cara ventral se encuentran el proceso flexor, donde se origina el flexor carpo-ulnar, que flexiona la muñeca, así como el epicóndilo ventral y el tubérculo supracondilar ventral, donde se unen ligamentos del codo y se originan músculos pronadores del antebrazo. En la superficie caudal de la epífisis distal se distingue una fosa donde encaja el olécranon de la ulna, así como dos surcos por los que discurren los dos ligamentos del tríceps, el húmero-tríceps, que pasa a través del surco más ventral, y el escapulo-tríceps, que lo hace por el más dorsal. En la superficie craneal de esta epífisis se localiza el cóndilo ventral, que articula con la ulna, y el cóndilo dorsal, que articula tanto con la ulna como con el radio. Esta unión entre el brazo y el antebrazo conforma la articulación del codo, cuyo movimiento es básicamente en un solo plano, flexión-extensión.

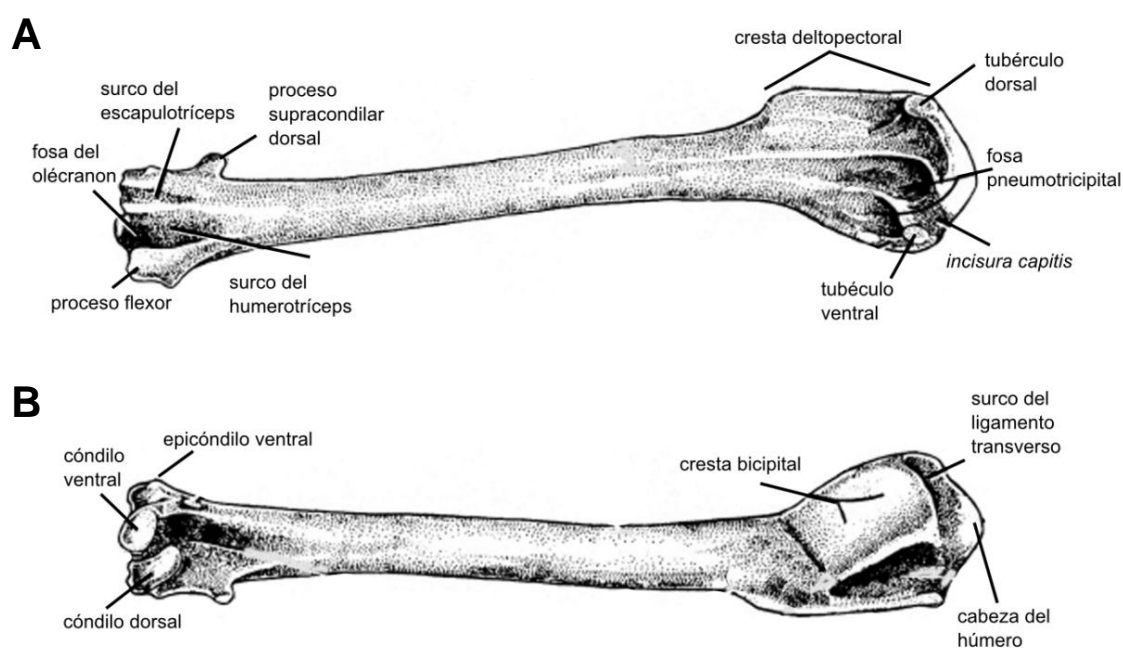


Figura 1.5. Húmero. (A) Vista caudal. (B) Vista craneal. Modificado de Baumel *et al.* (1993).

La ulna (Figura 1.6A, B) presenta una epífisis proximal que contiene una faceta dorsal y una faceta ventral de articulación con los cóndilos del húmero. Ambas facetas están delimitadas, respectivamente, por el proceso cotilar dorsal y por el proceso cotilar ventral. En la cara craneal de la epífisis, entre ambos procesos, se localiza la incisura donde se aloja la epífisis proximal del radio. En la cara opuesta (es decir, caudalmente),

se localiza un proceso generalmente prominente y bien desarrollado, el olécranon, aunque algunas aves, como los pingüinos (Spheniscidae) y los vencejos (Apodidae) lo pierden, sustituyéndolo funcionalmente en la articulación por huesos sesamoideos (Zusi y Bentz 1984; Baumel *et al.* 1993). Los dos paquetes musculares del tríceps, encargados de extender el antebrazo, se insertan en la epífisis proximal de la ulna: el escapulo-tríceps en el proceso cotilar dorsal y el húmero-tríceps en el olécranon. En la región ventral, situada distalmente del proceso cotilar ventral, se inserta uno de los paquetes del bíceps. En la diáfisis de la ulna se originan músculos extensores de los dedos. Caudalmente, la ulna presenta unas papilas donde se insertan las plumas de vuelo del antebrazo. Su diáfisis es curvada y sufre una torsión, lo que provoca que la epífisis distal de la ulna presente el cóndilo dorsal en posición caudal y el cóndilo ventral en posición craneodorsal. Ambos cóndilos, más el surco que hay entre ellos, forman una tróclea carpal, que articula con los huesos de la muñeca. Localizada caudalmente, cerca del cóndilo dorsal, se encuentra la incisura tendinosa, por la que pasan los músculos flexores de la mano y los dedos. En posición craneoventral se localiza el tubérculo carpal, en el que se origina musculatura flexora y pronadora de la muñeca, que pasa a través de una incisura situada entre dicho tubérculo y el cóndilo ventral. En esta posición se localiza también la superficie de articulación con el radio.

Como se ha mencionado, el radio (Figura 1.6C, D) articula con el cóndilo dorsal del húmero a través de la faceta humeral cóncava de su extremo proximal. Además, en la cara ventral de la epífisis proximal se localiza el tubérculo bicipital, donde se inserta el otro paquete del bíceps. La sección de la diáfisis del radio es menos circular que las del húmero y la ulna (De Margerie *et al.* 2005). Esta diáfisis es el área de inserción para los músculos supinadores (cara dorsal) y pronadores (cara ventral), así como de origen de los extensores de la mano. En la epífisis distal del radio se localiza un surco dorsal, por el que pasan estos músculos, y un tubérculo ventral, que articula con la muñeca.

La articulación de la muñeca, que une el antebrazo (ulna y radio) con la mano (carpometacarpo y falanges), se produce a través de dos huesos carpianos, el ulnar y el radial (Figura 1.7). El ulnar se localiza caudalmente y articula con el cóndilo dorsal de la epífisis distal de la ulna. Tiene forma de U, con una rama más larga en posición ventral y otra corta en posición dorsal. Entre ambas ramas se dispone la incisura metacarpal, que articula con la región caudal de la mano. El radial, por su parte, ocupa la región craneal de la muñeca. Su cara proximal articula con el extremo distal del radio

y con la tróclea carpal de la de la ulna, mientras que distalmente el hueso carpo radial se une con la región craneal de la tróclea del carpometacarpo.

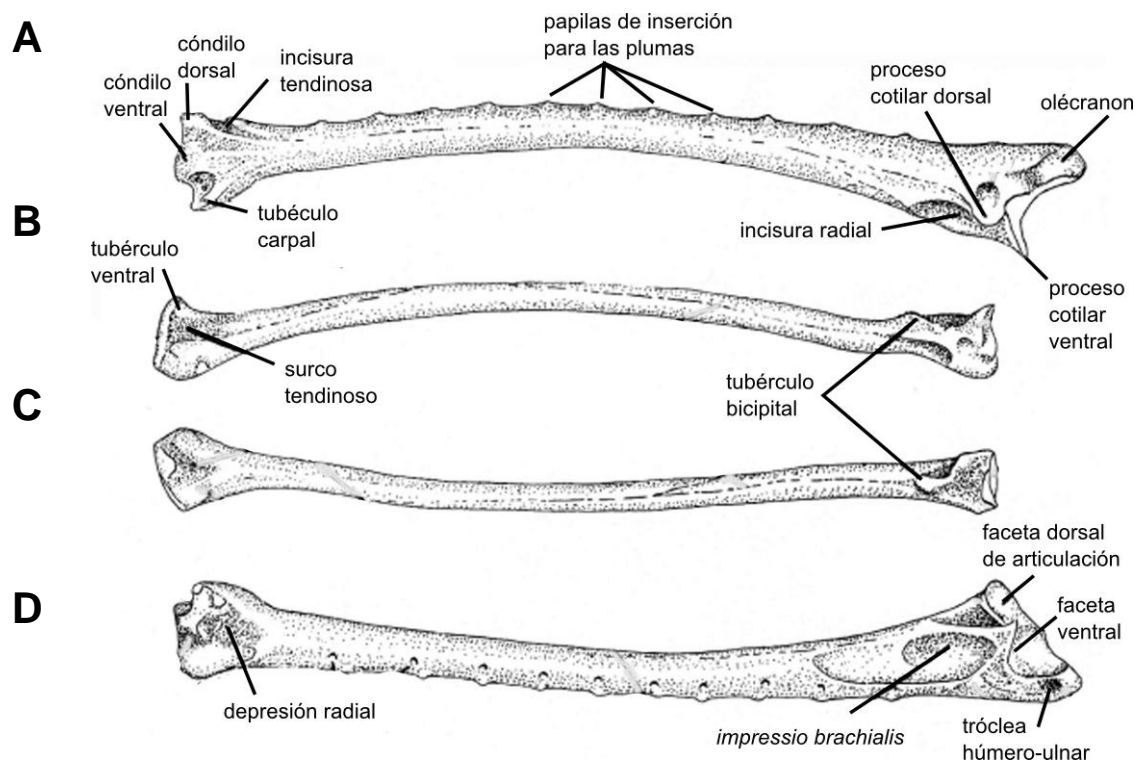


Figura 1.6. Elementos del antebrazo. **(A)** Ulna en vista dorsal. **(B)** Radio en vista dorsal. **(C)** Radio en vista ventral. **(D)** Ulna en vista ventral. Modificado de de Baumel *et al.* (1993).

El principal elemento óseo de la mano es el carpometacarpo (Figura 1.7), producto de la fusión de varios huesos carpianos con tres metacarpales. Los carpianos dan lugar a la tróclea carpal en el extremo más proximal del hueso. Esta tróclea presenta una fosa craneal y una fosa caudal. La tróclea carpal es la superficie de articulación con los huesos de la muñeca, de modo que el hueso carpiano radial articula con la superficie craneal de la tróclea, mientras que el carpiano ulnar lo hace con la superficie caudal. Así, cuando la muñeca está extendida, el extremo distal del radial se acopla en la fosa craneal; en cambio, cuando está flexionada, la fosa caudal aloja al borde distal del ulnar. En la zona proximal del carpometacarpo, cranealmente, se localiza el metacarpo alular (también identificado como metacarpo I), que presenta dos procesos: el proceso extensor, en el que se inserta el ligamento del propatagio y de otros músculos extensores del ala, y el proceso alular, donde articula la falange del dedo alular (también conocido

por dedo I). En la cara ventral se encuentra el proceso pisiforme, donde se inserta la musculatura flexora de la muñeca. La región proximal está formada también por la sínfisis de dos metacarpianos, que se proyectan distalmente, el metacarpal mayor (también metacarpal II), en posición craneal, y el metacarpal menor (también metacarpal III), en posición caudal. Ambos dejan un espacio intermetacarpal y vuelven a fusionarse distalmente, dando lugar a un surco interóseo dorsal por el que discurre la musculatura que mueve al dedo mayor (también conocido como dedo II). Distalmente, el carpometacarpo articula con la primera falange del dedo mayor y éste, a su vez, con la segunda falange. El extremo distal del carpometacarpo también articula caudalmente con la única falange del dedo menor (también dedo III).

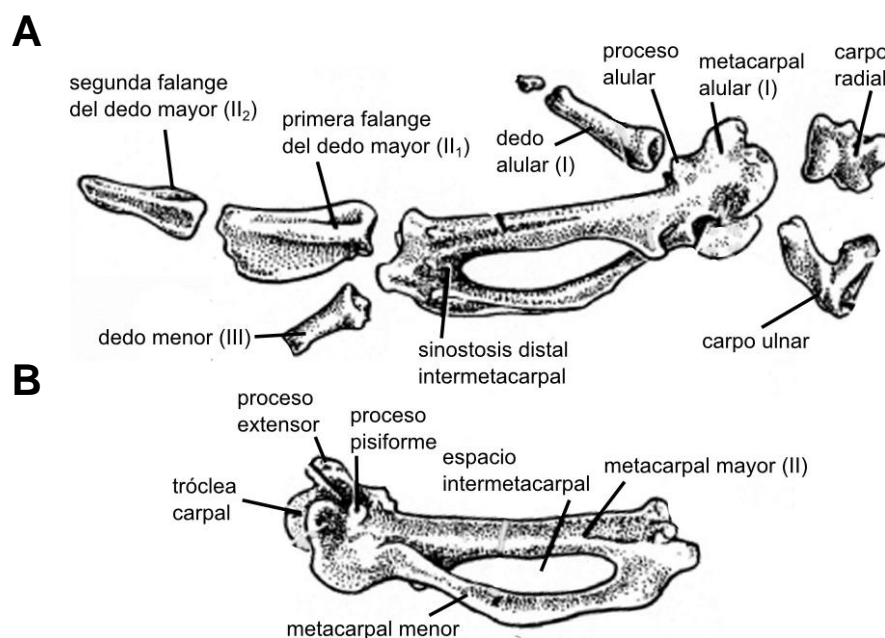


Figura 1.7. Elementos óseos de la muñeca y de la mano. **(A)** Huesos carpales, carpometacarpo y dedos en vista dorsal. **(B)** Carpometacarpo en vista ventral. Modificado de Baumel *et al.* (1993).

Cintura pélvica y extremidad posterior

La cintura pélvica aviana está formada por la unión de dos huesos coxales. Cada uno de ellos procede de la fusión de tres elementos: el ilion, el isquion y el pubis. Ambos huesos coxales se fusionan con el sinsacro vertebral. En la región anterior de la pelvis se encuentran dos alas preacetabulares iliacas, que están limitadas dorsalmente por crestas iliacas, las cuales se fusionan con el sinsacro. En la parte postero-ventral del ala

preacetabular se localizan el foramen acetabular y el antitrocánter, que articulan con la epífisis proximal del fémur. En una posición posterior al acetábulo se encuentra el foramen ilioisquiádico, por donde pasan nervios y vasos sanguíneos. En la región postero-dorsal de la pelvis aparecen las alas postacetabulares iliacas y, casi ortogonalmente, se disponen bajo ellas las alas del isquion. Este último termina en un proceso apuntado con orientación caudo-ventral. Finalmente, el pubis se origina bajo el acetábulo y se dispone casi paralelo al borde ventral del ala isquiádica, quedando entre ellos el foramen obturador y la fenestra isquiopúbica, que permiten el paso de nervios y tendones.

El quiridio posterior de las aves se ha modificado bastante desde el plan ancestral de los tetrápodos, aunque en menor medida que el anterior. El fémur es el elemento del estilopodio. En el zeugopodio, la tibia se fusiona distalmente con elementos tarsales, originando el tibiotarso, y la fíbula se reduce, quedando como un elemento anejo a la tibia proximalmente. En el autopodio, los tarsales proximales se fusionan con la tibia y los distales lo hacen con los metatarsales, dando lugar al tarsometatarso.

En la parte medial de la epífisis proximal del fémur está la cabeza del fémur, que se une con el acetábulo de la pelvis, formando la articulación de la cadera. Hacia la parte lateral de esta epífisis se encuentra la región articular antitrocantérica, que culmina en el extremo lateral en un proceso sobresaliente, el trocánter femoral. Toda esta región articula con el antitrocánter de la pelvis. En general, la diáfisis del fémur está curvada anteroposteriormente en las aves y su sección transversal es más o menos circular, aunque hay excepciones, como los colimbo (*Gaviidae*), cuya diáfisis está comprimida lateralmente. La epífisis distal presenta un cóndilo medial y otro lateral, separados por un surco que se prolonga dorsalmente, donde se aloja la patela. Ambos cóndilos articulan con la tibia, pero el cóndilo lateral también lo hace con la fíbula a través de la tróclea fibular, localizada en su región más externa.

En la epífisis proximal del tibiotarso se encuentran las facetas de articulación con el fémur, una lateral y otra medial. Estas facetas no son elementos cóncavos, por lo que la articulación de la rodilla se produce a través de meniscos cartilagosos (Baumel *et al.* 1993). En esta epífisis se localiza también la cresta cnemial, que en algunas aves acuáticas sobrepasa el nivel de la rodilla. En el caso de los colimbo, esta cresta se encuentra hipertrofiada, lo que se podría relacionar con la reducción del fémur en las aves buceadoras que se propulsan con las extremidades posteriores (Baumel *et al.*

1993). Gran parte de la diáfisis tiene una sección triangular. La tibia se fusiona distalmente con dos huesos tarsales: el astrágalo y el calcáneo. Estos huesos dan lugar a los cóndilos de articulación de la epífisis distal del tibiotarso: el astrágalo origina el cóndilo medial y el calcáneo el lateral.

La articulación del tobillo de las aves se produce entre los cóndilos distales del tibiotarso y las facetas convexas del extremo proximal del tarsometatarso, una lateral y otra medial. El tarsometatarso es producto de la fusión longitudinal de los metatarsales II, III y IV, que se fusionan a su vez en la región proximal con el hueso tarsal distal. La sección transversal de la diáfisis varía mucho entre los taxones avianos, desde triangular a rectangular, o también en forma de U (Baumel *et al.* 1993). En el extremo distal los metatarsales presentan trócleas de articulación con los dedos. En general, las aves presentan cuatro dedos pedales: el pulgar con dos falanges, el dedo II con tres, el dedo III con cuatro y el dedo IV con cinco.

1.2. Las plumas y la estructura externa del ala

Las plumas constituyen actualmente (y lo han hecho a lo largo del Terciario) un carácter exclusivo de las aves. Son estructuras de queratina, que surgen desde folículos dérmicos y recubren completamente el cuerpo del ave. Debido a su modo de crecimiento y a su organización interna, se consideran las faneras más complejas encontradas entre los vertebrados (Lucas y Stettenheim 1972, Prum y Brush 2002). Esa complejidad estructural les permite cumplir con diferentes funciones, ya sea aerodinámica, de aislamiento térmico, sensorial o de cortejo.

La visión clásica consideraba a las plumas como una modificación de las escamas reptilianas (v.g. Benton 2009). Sin embargo, según Prum y Brush (2002), el aumento en complejidad desde el tipo más básico de pluma, un filamento, no podría explicarse partiendo de esa hipótesis. La alternativa propuesta por estos autores muestra que la pluma solo es homóloga a la escama reptiliana a nivel de la placoda ectodérmica, que da lugar a los folículos; por tanto, la aparición de las plumas representa una novedad evolutiva. Esta hipótesis muestra que la evolución de la pluma, basándose en su desarrollo, es congruente con la adquisición paulatina de las novedades estructurales que se observan en el registro fósil y en las plumas actuales más complejas (Prum y Brush 2002). Así, en una misma ave encontramos diferentes morfologías y tamaños de

plumas, que muestran diferentes niveles de organización (pluma filamentosa, plumón, semipluma), pero las más abundantes y complejas son las plumas de contorno, que recubren todo el cuerpo y la cabeza, y que en el ala y la cola constituyen las plumas de vuelo.

Organización de la pluma

La estructura típica de una pluma de contorno es un eje central, que lleva unido a cada lado una lámina plana flexible (Fig. 1.8A). La región proximal del eje es el cálamo, una estructura tubular hueca que se inserta en el folículo cutáneo. En las plumas de vuelo el cálamo suele ser relativamente largo, pudiendo llegar al 30% de la longitud total de la pluma (Videler 2006). El resto del eje constituye el raquis, que presenta una pared externa dura y una médula interna esponjosa, cuyas células se rellenan de aire. La sección transversal del raquis es subcuadrangular, mostrando una pared dorsal convexa con estrías longitudinales, una pared ventral cóncava en la región proximal y unas paredes laterales relativamente estrechas (Ennos *et al.* 1995).

Las láminas flexibles, denominadas vexilos (o hemibanderas), se unen a la zona del raquis. Cada vexilo se compone de una serie de proyecciones paralelas, las barbas, que se insertan en el raquis, orientadas hacia la punta de la pluma. Sagitalmente, estas barbas presentan también una corteza, que rodea a una médula de tejido esponjoso. Las barbas se ramifican en ambas direcciones, proximal y distalmente, dando lugar a barbillas. Estas estructuras son ramilletes de nodos, espinas, ganchos e indentaciones que se unen entre sí, las barbillas proximales de una barba con las distales de la barba que la precede (para un mayor detalle de la microestructura de la pluma, véase Ennos *et al.* 1995). Las barbas más cercanas al cálamo no están bien unidas por las barbillas, lo que les confiere un aspecto desorganizado. En cambio, en el resto de la hemibandera las barbas sí están bien imbricadas, dando lugar a una estructura laminar ordenada y consistente.

Las plumas de vuelo presentan los vexilos asimétricos, siendo esta asimetría extrema en el caso de las primarias más externas. Así, la hemibandera externa (o de borde de ataque) es más estrecha que la interna (o de borde de salida), pues la primera es la que choca directamente contra el aire. Además, endurece su estructura dejando menos espacio entre sus barbas que la interna (Videler 2006). En corte transversal, la superficie superior de los vexilos está al nivel de la pared dorsal del raquis, que sobresale por la cara inferior de la pluma. En general, las aves presentan las

hemibanderas transversalmente más estrechas que el raquis. Una excepción a esta condición son los albatros (Diomedidae) y los petreles (Procellariidae), cuyas plumas primarias tienen vexilos gruesos que forman una superficie suave con el raquis, tanto en la cara superior como en la inferior. Debido a esto, el borde de ataque de la región distal del ala no es agudo en estas aves como en el resto (Videler 2006).

Estructura externa del ala

La estructura externa del ala viene determinada por la disposición de las plumas sobre los elementos esqueléticos de la extremidad anterior (Fig. 1.8B). Las plumas de vuelo, denominadas rémiges o remeras, son las más importantes y se dividen en dos tipos, primarias y secundarias. Las remeras primarias se insertan directamente en la cara caudal del metacarpo mayor y en el dedo II de la mano. Las inserciones se refuerzan por unos folículos robustos de tejido conectivo, en una unión que no permite libertad de movimiento a estas plumas (Pennycuick 2008). El número de primarias oscila en las aves actuales desde nueve en algunos passeriformes a 12 en los zampullines (Podicipediformes). Como se indicó previamente, estas plumas son asimétricas, hecho que se agudiza conforme la primaria es más externa. En las zonas de solapamiento entre las primarias, sobre todo en las más externas, las barbillas se modifican para crear una unión entre estas plumas similar a la que se encuentra dentro de las propias plumas (Videler 2006).

Por su parte, las rémiges secundarias se insertan caudalmente en la ulna. Esta unión también está reforzada por folículos conectivos, pero en este caso las plumas primarias sí pueden moverse dorsoventralmente respecto al hueso (Pennycuick 2008). Son similares a las primarias, aunque la asimetría es aquí menos evidente. El número de secundarias varía enormemente entre los taxones, desde seis en los colibríes (Trochilidae) hasta 40 en el ala de los albatros (Diomedidae).

La región del ala anterior al codo está ocupada por una membrana de piel de contorno triangular, el propatagio. Su borde anterior se soporta por el tendón propatagial, que se origina en el deltoides mayor del hombro y se inserta en los huesos de la muñeca, en el proceso extensor y en el dedo alular. También existe una membrana metapatagial, que cubre la región posterior al húmero desde el cuerpo hasta el codo. Finalmente, en la región caudal del antebrazo y la mano se encuentra el postpatagio, soportado por el ligamento interremigial. Este último se origina en la zona del olécranon de la ulna y se inserta en el dedo II de la mano, conectando a todos los folículos de

inserción de las plumas remeras. La superficie de los patagios y las zonas de inserción de las plumas remeras se cubren dorsal y ventralmente por las plumas tectrices o coberteras. En el dedo I se inserta un penacho de 2-5 plumas asimétricas más pequeñas, el álula, que tiene una alta relevancia aerodinámica, como se verá más adelante.

Los huesos de la mano y las plumas primarias delimitan lo que se considera como el ala distal, mientras que los huesos del brazo y del antebrazo, los patagios y las plumas secundarias constituyen el ala proximal.

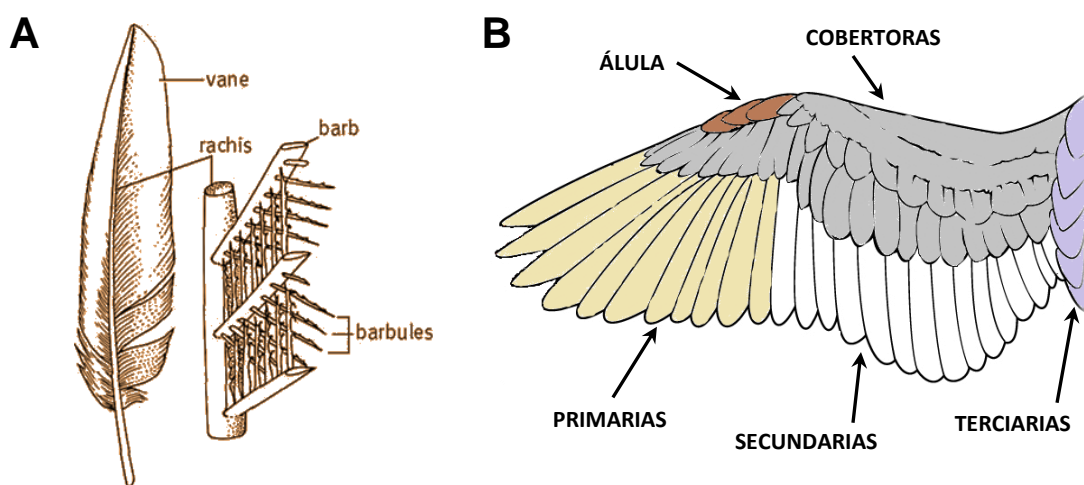


Figura 1.8. (A) Estructura de una pluma de vuelo y microestructura a nivel de las barbas. Imagen tomada de Dictionary.com. *The American Heritage® Science Dictionary*. Houghton Mifflin Company. **(B)** Disposición de las diferentes plumas en el ala. Imagen tomada y modificada de <http://philschatz.com/biology-concepts-book/contents/m45532.html>.

2. El vuelo aviano

Obviamente, describir en detalle el trabajo que efectúa cada uno de los músculos o regiones anatómicas de un ave que están implicados en el vuelo, a efectos de obtener posteriormente inferencias biomecánicas sobre la aerodinámica de los taxones extintos, no resulta práctico, por lo que se hace necesario reducir la dimensionalidad de los modelos adecuados al estudio de tales aspectos. Así, cualquier ave puede ser representada en un modelo que comprende tres variables básicas, su masa corporal (M), su envergadura alar (B) y su superficie total de sustentación (S_L). Además, a partir de

tales variables, se pueden derivar otras que permitan abordar problemas aerodinámicos concretos.

2.1. Fundamentos de aerodinámica

Según la física newtoniana, un ave que vuela va a estar sometida a la fuerza que ejerce sobre ella el campo gravitatorio terrestre dirigido hacia el centro de la Tierra, lo que corresponde al peso del ave. Éste será igual a su masa (M) multiplicada por la aceleración de la gravedad (g):

$$F = Mg$$

La primera ley de Newton establece que un cuerpo mantiene su estado de reposo o movimiento uniforme si no hay ninguna fuerza que actúe sobre él. Por tanto, para que un ave mantenga una altura y velocidad constantes durante el vuelo, se necesita que la fuerza vertical neta sea cero, es decir, que el peso del ave sea contrarrestado por una fuerza opuesta de igual magnitud. Esta fuerza vertical, según la segunda ley de Newton, equivale al diferencial en el tiempo (t) de la cantidad de movimiento (momento lineal), que es el producto de la masa (M) y la velocidad del cuerpo (V):

$$F = \frac{\partial MV}{\partial t}$$

El ave ejerce un momento lineal hacia abajo sobre la corriente de aire que pasa cerca de la superficie del ala. Como el aire tiene masa, según la tercera ley newtoniana, se genera una fuerza aerodinámica vertical hacia arriba que equilibra al peso. Así para un vuelo estacionario y uniforme (esto es, sin cambio en altura ni velocidad), la variación del momento lineal vertical sobre el aire debe ser igual al peso del ave:

$$Mg = \frac{\partial MV}{\partial t}$$

Como el aire es un fluido con una cierta densidad (ρ) y viscosidad (μ), el movimiento del ave durante el vuelo estará gobernado por las leyes de la mecánica de fluidos. La importancia relativa de las fuerzas inerciales respecto a las viscosas en el movimiento de un cuerpo a través de un fluido viene dada por el número de Reynolds (Re), que indica la proporción entre un término de fuerzas inerciales ($cV_t \rho$) y otro de fuerzas de fricción debidas a la viscosidad del fluido (μ):

$$Re = \frac{cV_t\rho}{\mu},$$

donde V_t es la velocidad del aire que incide en el cuerpo y c es una longitud de referencia, por ejemplo la longitud antero-posterior del ala (cuerda). Un valor bajo de Re , como en el caso de los insectos ($Re < 10^4$), indica que los efectos viscosos son importantes durante su desplazamiento aéreo. En cambio, el valor de Re para las aves es relativamente alto ($\sim 10^5$), lo que sugiere que la viscosidad del aire es prácticamente inapreciable y, por tanto, el aire se comporta como un fluido no viscoso para un ave en vuelo (Meseguer y Sanz 2007). Asumiendo esto, la ecuación de Bernoulli permite relacionar las condiciones de presión (p) y velocidad (V) en las cercanías del ala respecto a las condiciones de presión (p_t) y velocidad (V_t) de referencia del aire:

$$p + \frac{\rho V^2}{2} = p_t + \frac{\rho V_t^2}{2},$$

La forma del ala en sección sagital (perfil) provoca que la corriente de aire incidente se acelere en la parte dorsal del ala ($V > V_t$) y se frene en la ventral ($V < V_t$). Esto provoca que la presión local por encima del ala sea menor que la del aire circundante ($p < p_t$), lo que resulta en una fuerza de succión (presión negativa), mientras que por debajo ocurre lo contrario ($p > p_t$), produciendo una fuerza de empuje contra la superficie del ala (presión positiva). El resultado neto de ambas presiones es una fuerza vertical ascendente (Figura 1.9A).

Como consecuencia del movimiento relativo de un cuerpo con el aire, sobre él actúan cuatro fuerzas aerodinámicas, que se pueden definir en función de su dirección respecto al flujo de aire incidente (Figura 1.9B): el peso (Mg), que actúa siempre perpendicular a la superficie terrestre; la sustentación (L), que es la fuerza ascendente perpendicular al flujo de aire que soporta al peso; la resistencia aerodinámica (D), fuerza que actúa en la misma dirección y sentido que el flujo de aire, oponiéndose al avance del cuerpo; y la fuerza de tracción (T), que actúa en sentido opuesto al flujo de aire, gracias a un gasto energético que le permite vencer a la resistencia, y por tanto hace que el cuerpo avance. La estructura del ala es la clave del vuelo, pues maximiza el ratio entre la sustentación y la resistencia aerodinámica ($L:D$). Su eficacia radica en que la forma aerodinámica del ala genera la sustentación necesaria para soportar el peso y las maniobras durante el vuelo, permitiendo que el ave concentre su trabajo muscular en vencer a la resistencia aerodinámica (Pennycuick 2008).

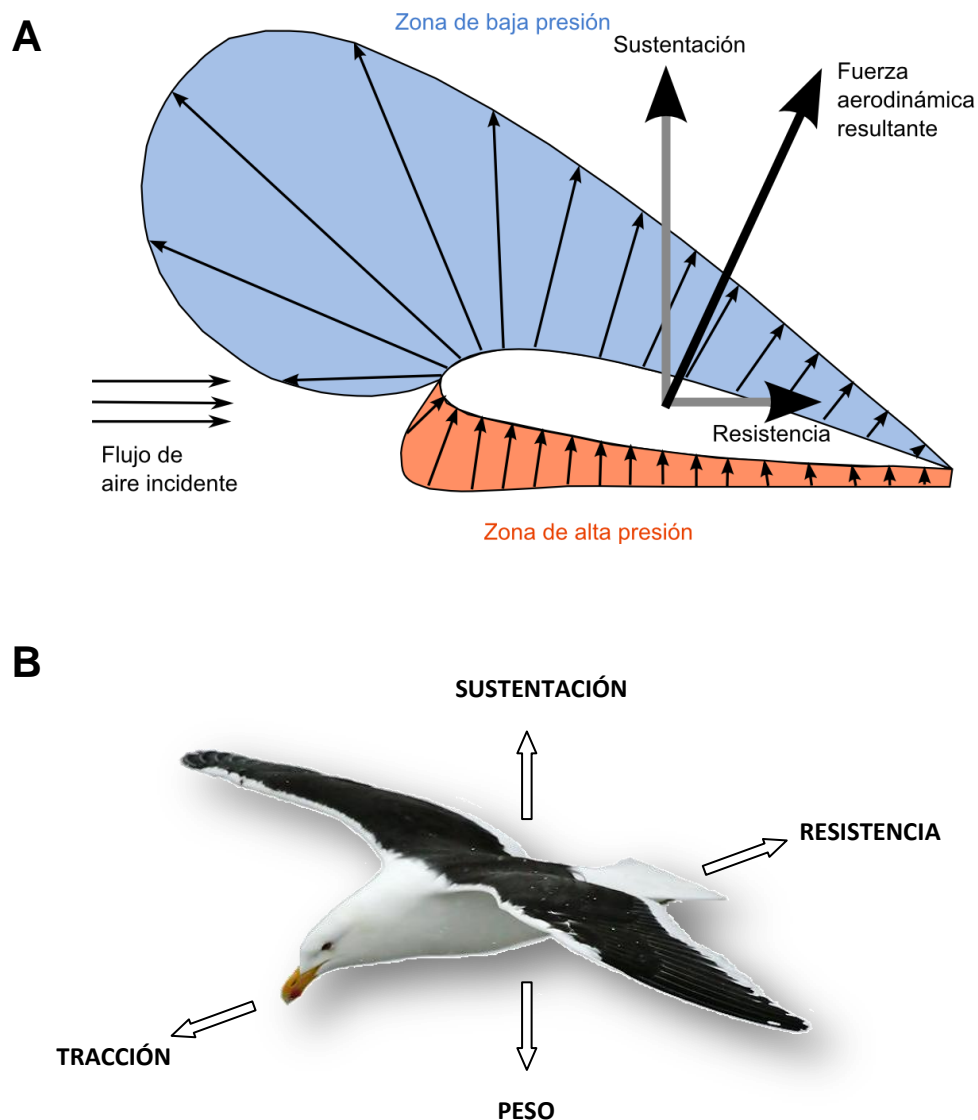


Figura 1.9. (A) Esquema del campo de presiones sobre un perfil de ala que se desplaza a través del aire, así como las fuerzas implicadas. Imagen realizada por el autor con el programa Inkscape v.0.48. **(B)** Fuerzas aerodinámicas que aparecen en un ave (u objeto) en vuelo.

Si consideramos un vuelo estacionario horizontal, en el que la relación entre las fuerzas de tracción y resistencia se mantiene constante, entonces la ecuación que gobierna el equilibrio vertical entre el peso y la sustentación es:

$$Mg = L = \frac{\rho V^2 S_L k \alpha}{2}$$

donde S_L es el área en planta de la superficie sustentadora del ave, k es una constante que depende de la forma en planta y en perfil del ala, y α es el ángulo que forma una dirección de referencia del ala con el aire incidente (ángulo de ataque). En un ave que vuela horizontalmente se puede considerar que ρ , S_L y k son constantes, por lo que para que se satisfaga la ecuación de equilibrio se debe mantener también constante el producto $V_t^2 \alpha$. Así, cuando la velocidad del ave disminuye, el ángulo de ataque de sus alas debe aumentar para sostener el peso del animal. El aumento en el ángulo de ataque, por tanto, se traduce en un aumento de la sustentación. Sin embargo, esto no ocurre indefinidamente, sino que hay un ángulo α máximo donde se produce una descompensación de las presiones, lo que provoca que la capa de aire adherida a la superficie superior del ala (capa límite) se desprenda. Este fenómeno da lugar a turbulencias en la superficie alar, que resultan en una caída drástica de la sustentación del ave, conocida como entrada en pérdida.

Torbellinos y estelas

En un modelo de ala fijada al cuerpo y a baja velocidad, las diferencias de presión y velocidad entre la superficie dorsal y ventral del ala van a provocar que la corriente de aire sea inestable en el borde de salida. En un esquema en extremo simplificado, a una determinada velocidad, la situación se estabilizará, estableciéndose una circulación de aire en sentido antihorario, lo que da lugar a un torbellino tras toda la envergadura del ala (torbellino de arranque). Este torbellino indica el alcance de la sustentación máxima. Al mismo tiempo, en la punta de las alas el aire sobre ambas superficies gira hacia la zona de menor presión (esto es, hacia arriba y hacia el cuerpo), generando en cada extremo un torbellino que se continúa con el de arranque. Estos torbellinos marginales se traducen en una resistencia aerodinámica, conocida como resistencia inducida (Fig. 1.10A). Según la teoría de la mecánica de fluidos, los torbellinos permanecen formando dos estelas paralelas hasta que se detiene la circulación del aire en las alas. Esto ocurre cuando cesa la sustentación, momento en que se genera un torbellino de parada que es paralelo al de arranque, aunque en sentido horario. Como el torbellino de arranque y el de parada se continúan a través de los torbellinos marginales, se genera finalmente un anillo de torbellino tan largo como lo haya sido el vuelo.

En el vuelo de planeo (Fig. 1.10B) no hay una propulsión activa. La corriente de aire incide inclinada hacia arriba respecto al cuerpo y el peso genera una componente de tracción que equilibra a la resistencia aerodinámica. Esta resistencia es vencida por la

pérdida de energía potencial que se genera como consecuencia de la pérdida de altura. La estela de torbellinos producida por las alas será recta y larga (quedando lejos el torbellino de arranque).

En cambio, la tracción necesaria para vencer la resistencia aerodinámica generada en el vuelo activo procede del batimiento de las alas, que es un movimiento de elevación-depresión extremadamente complejo, ya que en cada ciclo se modifican en el ala la distribución de los ángulos de ataque, su forma, su envergadura y su superficie. Para generar una tracción neta positiva sin que se pierda sustentación, este ciclo debe ser asimétrico (Meseguer y Sanz 2007). Durante la depresión, el ala está completamente extendida, de manera que se maximizan la sustentación y la tracción (ratio $L:D$). El movimiento de elevación del ala se realiza en función de la velocidad que lleve el ave. Así, la elevación del ala a bajas velocidades se lleva a cabo reduciendo su ángulo de incidencia con el aire, flexionando mucho el ala y girando la muñeca. De esta manera no se produce circulación de corriente sobre el perfil del ala y, por ello, no se genera sustentación ni tracción. En este caso, en cada ciclo de batido se inicia y se detiene la creación de sustentación, lo que provoca que se creen tras del ala un torbellino de inicio durante la depresión y uno de parada durante la elevación. Esto resulta en el patrón de anillos turbillonarios corriente abajo, típico del vuelo a baja velocidad (*ring vortex gait*; Fig. 1.10C). En cambio, la elevación a altas velocidades se produce replegando el ala al nivel de la muñeca, retrasando los bordes marginales y manteniendo la superficie casi plana. Esto mantiene la circulación de aire también durante la elevación, lo que genera sustentación (aunque poca, porque la envergadura se reduce), pero también genera una tracción negativa, la cual se vence gracias al balance de tracción generada durante la depresión alar (Rayner 2001; Meseguer y Sanz 2007). En este caso, al mantenerse la sustentación continua no se produce el torbellino de parada. Por tanto, el vuelo a alta velocidad genera tras el ala una estela de torbellinos marginales, continua y ondulada (*continuous vortex gait*; Fig. 1.10D).

Dado que estos dos tipos de ciclo de batimiento del ala presentan diferencias aerodinámicas, morfológicas y cinéticas, han sido interpretados como dos tipos de marcha para las aves, análogos al paso y al trote de los mamíferos terrestres (Rayner 2001). Sin embargo, parece que no hay evidencia de que el cambio de un tipo a otro no se produzca suavemente, acorde al cambio en velocidad, sin necesidad de un cambio discontinuo (Tobalske *et al.* 1997, Hedenström *et al.* 2006, Pennycuik 2008). Independientemente del tipo de batimiento, el balance neto de cada ciclo debe aportar la

sustentación necesaria para equilibrar el peso y la tracción necesaria para vencer a la resistencia aerodinámica, haciendo que el ave avance.

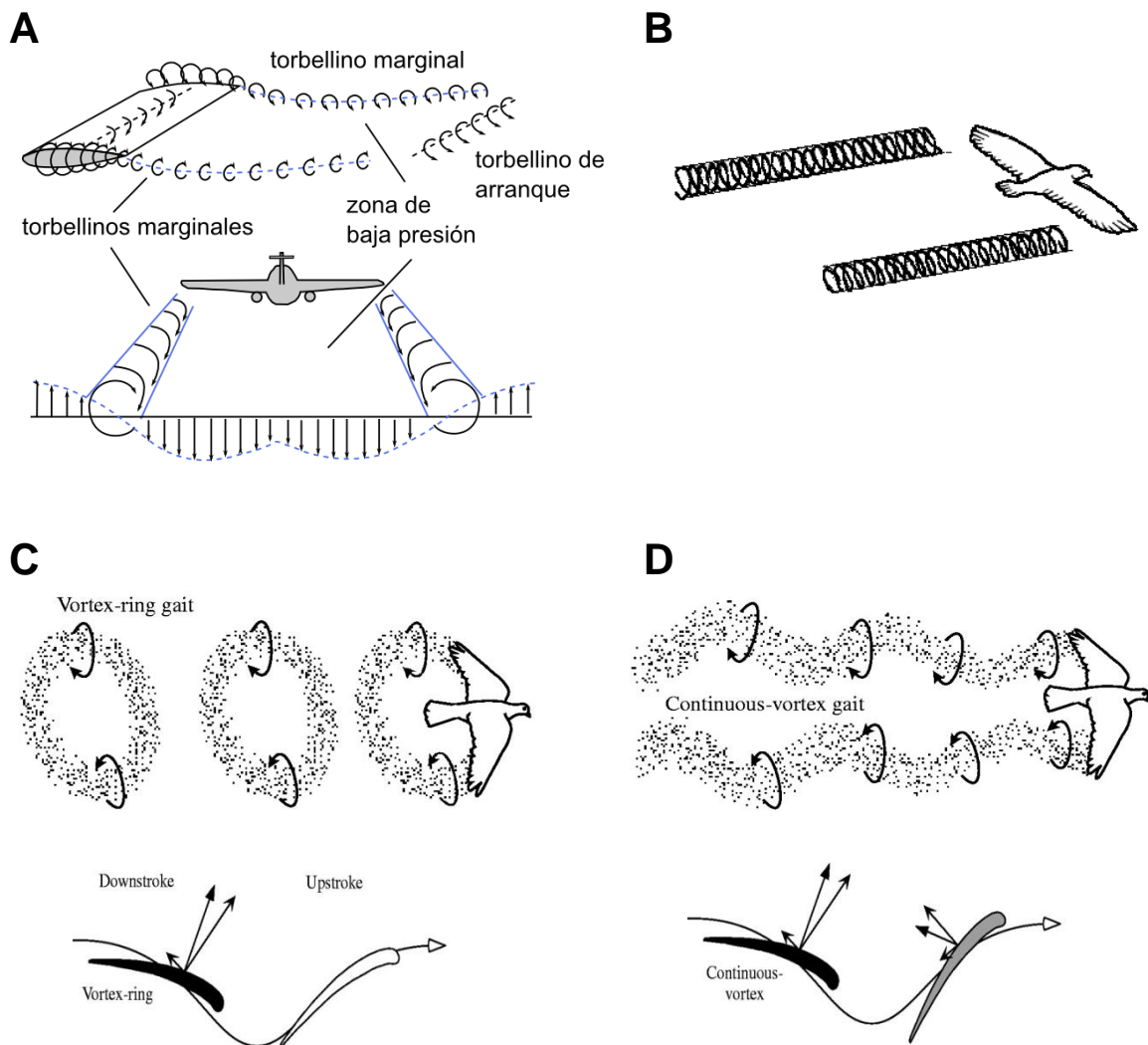


Figura 1.10. Formación de torbellinos y estelas durante el vuelo. **(A)** Esquema del movimiento del fluido y la formación de los torbellinos marginales en la punta del ala. **(B)** Estela de torbellinos recta y continua característica del planeo. **(C)** Estela en anillos típica de un vuelo aleteado donde la elevación no produce sustentación. **(D)** Estela continua ondulada típica de un ave que aletea produciendo sustentación y resistencia en la fase de elevación. C y D modificadas de Hedrick *et al.* (2002).

Potencia de vuelo

El vuelo de las aves (y de cualquier otro animal u objeto volador) requiere de un aporte continuo de trabajo para generar la sustentación y la tracción necesarias para sostener el peso y avanzar. Como se ha mencionado, en el caso del planeo dicho trabajo viene dado

por la pérdida paulatina de altura que consume energía potencial, mientras que en el vuelo aleteado son los músculos los que cubren este requerimiento incesante de potencia. Esto es lo que diferencia al vuelo activo de otras formas de locomoción. Por ejemplo, los movimientos de las alas de las alcas (Alcidae) al bucear son similares a los que realizan cuando vuelan; sin embargo, la densidad del agua (mayor que la del aire) soporta su peso hidrostáticamente, por lo que la potencia requerida en este caso será mucho menor.

La potencia que tiene que generar un ave para poder volar, la llamada potencia mecánica (P_{mec}), depende de tres componentes: la potencia inducida (P_{ind}), para soportar el peso; la potencia parásita (P_{par}), para vencer la resistencia generada por el cuerpo; y la potencia de perfil (P_{pro}), para vencer la resistencia generada por las alas.

$$P_{mec} = P_{ind} + P_{par} + P_{pro}$$

La potencia inducida es la tasa de trabajo que el ave tiene que realizar (por sus músculos o aprovechando la energía potencial) con vistas a generar una fuerza vertical que contrarreste su propio peso (Mg). El flujo de aire que incide sobre el ave tiene una velocidad (V_t), cuyo componente vertical es nulo, pero al pasar el aire por la superficie del ala es deflectado hacia abajo, lo que genera un componente vertical de velocidad, la velocidad inducida (V_{ind}). Esta deflexión es la que ejerce el momento vertical sobre la corriente de aire, generando la fuerza aerodinámica que contrarresta al peso del ave. Por tanto, la potencia requerida para ejercer ese pulso (P_{ind}) será proporcional a la velocidad inducida:

$$P_{ind} = Mg \cdot V_{ind}$$

Además, la magnitud de la fuerza sustentadora del peso equivale a la cantidad (masa) de aire que pasa por las alas por unidad de tiempo (r_m), multiplicada por dos veces la velocidad inducida:

$$2V_{ind} \cdot r_m = Mg$$

Esta tasa r_m depende de la densidad (ρ) y de la velocidad del aire (V_t), así como de la envergadura del ave (B):

$$r_m = (\pi B^2/4) V_t \rho ,$$

por lo que la velocidad y la potencia inducidas serán función, respectivamente, de:

$$V_{ind} = 2 \frac{Mg}{V_t \pi B^2 \rho}$$

$$P_{ind} = 2 \frac{(Mg)^2}{V_t \pi B^2 \rho}$$

Esto nos indica que, conforme más alta sea la velocidad a la que vuela un ave y mayor sea su envergadura, menos potencia necesitará para soportar su peso en el aire. Nótese que al escribir estas expresiones se ha supuesto que la superficie en planta del ala es equivalente a una circunferencia de radio $B/2$.

La potencia parásita (P_{par}) es la tasa de trabajo que el ave tiene que realizar para desplazarse a través del aire venciendo la resistencia que genera su cuerpo (sin incluir las alas). Esta resistencia es una fuerza de rozamiento (D_b), que actúa paralela al flujo de aire incidente, frenando el avance del ave. Para poder avanzar, este rozamiento tiene que ser superado por el impulso hacia delante (T), ya sea el generado por el batido de las alas o el que deriva de la componente del peso en el vuelo planeado. La resistencia parásita del cuerpo (D_b) va a ser función de la velocidad (V_t) y densidad del aire (ρ), del área corporal que se enfrenta frontalmente con el aire (S_b) y de un coeficiente adimensional de resistencia (C_{Db}), que indica el grado de aerodinámica del cuerpo, siendo cero el rozamiento mínimo y uno el máximo:

$$D_b = \frac{\rho V_t^2 S_b C_{Db}}{2}$$

A su vez, la potencia parásita es función del producto de la resistencia parásita y de la velocidad:

$$P_{par} = \frac{\rho V_t^3 S_b C_{Db}}{2}$$

De lo anterior se concluye que la resistencia aerodinámica generada por el cuerpo de un ave se incrementa con el cuadrado de la velocidad, mientras que la potencia necesaria para vencer dicha resistencia lo hace con el cubo.

El último factor de la potencia mecánica, la potencia de perfil (P_{pro}), es la tasa de trabajo necesaria para superar la resistencia generada por la fricción de las alas con el aire. Parte de esta resistencia resulta en la creación de la fuerza ascendente que permite compensar el peso. El resto se conoce como resistencia del perfil (D_w), que si se multiplica por la velocidad suministra la potencia necesaria para vencer dicha resistencia:

$$P_{pro} = V_t D_w$$

Como la resistencia del perfil (D_w) se debe a la fricción de las alas con el aire, en un modelo de alas fijas (planeo) es esperable que varíe de forma similar a la resistencia parásita (es decir, con el cuadrado de la velocidad). Sin embargo, el movimiento de aleteo incrementa esta resistencia de acuerdo con la frecuencia de batido y su amplitud, así como en función de otros factores, a menudo difíciles o imposibles de medir (Pennycuick 2008). Esto hace que el cálculo de D_w sea muy complicado, y, además, en caso de obtener resultados empíricos (v.g. Pennycuick 1968) no se obtiene una fórmula generalizable para cualquier ave, como sí ocurre en los casos anteriores. Sin embargo, una aproximación teórica para generalizar esta resistencia viene de tratar a P_{pro} como un subproducto del esfuerzo de las aves para generar potencia inducida y potencia parásita (Pennycuick 1969). Así P_{pro} será función de dos factores:

$$P_{pro} = P_{am} X_1,$$

donde la potencia mínima absoluta (P_{am}) es la potencia mecánica de un ave ideal (esto es, sin tener en cuenta P_{pro}), necesaria para volar a la velocidad que requiere una mínima potencia (V_{mp}):

$$P_{am} = P_{ind} + P_{par} \quad (\text{donde } V_t = V_{mp})$$

Por otro lado, del factor de potencia del perfil (X_1) es inversamente proporcional al cociente entre el cuadrado de la envergadura (B^2) y la superficie total de sustentación (S_L) del ave, conocido como alargamiento (AR):

$$X_1 = \frac{8,4}{AR} ; \quad AR = \frac{B^2}{S_L}$$

Aunque esta aproximación teórica no es enteramente satisfactoria para obtener la potencia del perfil (Pennycuick 2008), en la práctica indica que un ave con un alargamiento elevado necesita menos potencia para vencer la resistencia generada por sus alas.

Finalmente, hay que mencionar que el movimiento de batido hacia abajo del ala también requiere de un trabajo por parte de los músculos, que multiplicado por la frecuencia de aleteo, resultaría en un componente adicional de P_{mec} , la potencia inercial (P_i). Sin embargo este componente no se considera, debido a que la energía cinética generada por el ala no se disipa, sino que es mayoritariamente reconvertida en trabajo:

si este trabajo acelera el aire hacia abajo contribuye a la potencia inducida, y si lo acelera hacia atrás contribuye a la potencia parásita y/o de perfil (Pennycuick 2008).

2.2. Factores aerodinámicamente influyentes

Una vez consideradas las ecuaciones que gobiernan el vuelo de un ave, en este apartado se tratarán con mayor profundidad los principales factores que afectan a las fuerzas aerodinámicas, a la velocidad de vuelo, a la potencia mecánica, e incluso a la maniobrabilidad. Tales factores, aerodinámicamente relevantes, derivan por una parte de características intrínsecas al organismo, como su tamaño, su morfología alar (en planta y en perfil) y los dispositivos anatómicos que aumentan la sustentación. Además, existen factores externos, como la densidad del aire y su concentración de O_2 .

Geometría del perfil alar y mecanismos hipersustentadores

Como se mencionó anteriormente, una de las claves del vuelo es la forma del ala, especialmente en su sección sagital, ya que maximiza el ratio $L:D$. La sección sagital del ala (perfil) presenta un borde de ataque redondeado y un borde de salida apuntado, siendo caracterizable por su grosor máximo, su curvatura y el ángulo de ataque (α) que forma con el aire incidente (Fig. 1.11A). El ratio entre el espesor y la longitud del perfil (cuerda- c -) va a indicar si los perfiles son gruesos, medios o delgados. La disposición de los huesos y plumas cambia a lo largo del ala de un ave, lo que conlleva que en diferentes regiones de un ala coexistan distintos perfiles (Fig. 1.12A). El ave es capaz de controlar el ángulo de ataque al que dispone el ala y la curvatura del perfil (ver siguiente apartado). Un aumento, tanto en uno como en otro, resulta en un incremento de la sustentación (también de la resistencia aerodinámica) para compensar la disminución de velocidad. Como se vio previamente, las presiones adversas generadas sobre la superficie del ala debido al incremento del ángulo de ataque pueden derivar finalmente en un ángulo máximo en el que se produce el desprendimiento de la capa límite, lo que conlleva una pérdida drástica de sustentación (Fig. 1.11B). Este fenómeno de entrada en pérdida se va a producir de manera diferente en función de la geometría que tenga el perfil del ala, y puede ser retrasado por la presencia de dispositivos hipersustentadores. Esta entrada en pérdida, por tanto, es el fenómeno que limita el rango de ángulos de ataque en las diferentes regiones del ala.

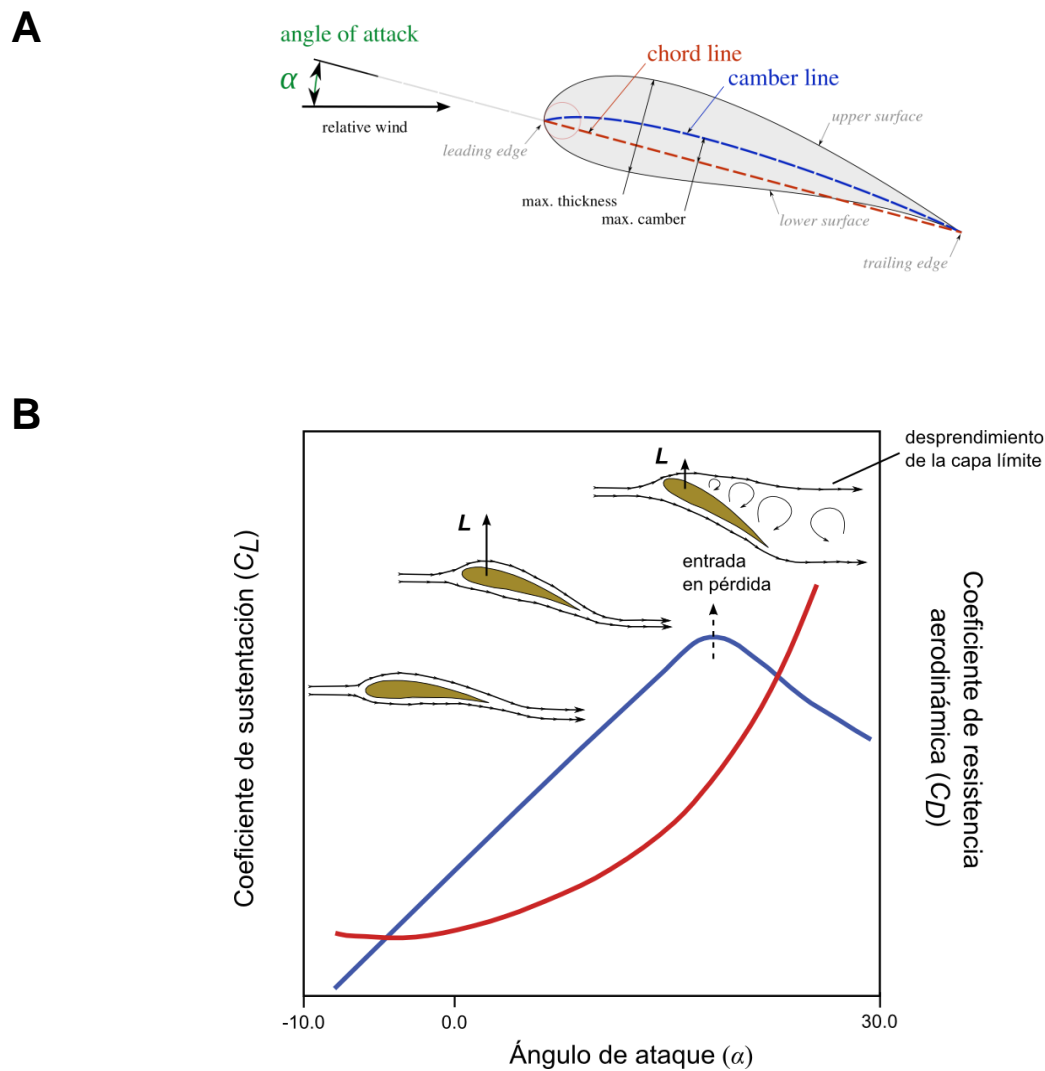


Figura 1.11. (A) Esquema de un perfil alar. Imagen realizada por O. Cleyen y tomada de la web <http://en.wikipedia.org/wiki/Airfoil>. **(B)** Relación del coeficiente de sustentación y del coeficiente de resistencia aerodinámica respecto al aumento en el ángulo de ataque de un perfil. L es el vector de fuerza de sustentación. Imagen realizada por el autor con el programa Inkscape v.0.48.

Por razones estructurales, el espesor relativo del perfil disminuye con la distancia a la base del ala, ya que el momento flexor de la fuerza de sustentación es mayor en ese punto (Meseguer *et al.* 2004). Así, encontramos una región proximal del ala cuyos perfiles de sección son gruesos, pues contiene los huesos del brazo, antebrazo y muñeca. Estos perfiles admiten ángulos de ataque bastante grandes y su entrada en pérdida se produce gradualmente por el desprendimiento de la capa límite desde el borde de salida (Fig. 1.12B). En esta región las plumas coberteras actúan como mecanismo hipersustentador pasivo (Fig. 1.12C): se despegan de la superficie alar

debido a la succión generada cuando el ángulo de ataque es alto (Shyy *et al.* 1999), lo que retrasa el avance del desprendimiento de la capa límite desde el borde de salida (Bannasch 2001, Meseguer *et al.* 2004, Wang y Schlutter 2012).

Más allá de la muñeca, la parte del ala donde se encuentran los huesos de la mano presenta, en su borde de ataque, perfiles de espesor medio (Fig. 1.12A). En ellos, al aumentar α se desprende la capa límite en el borde de ataque y se vuelve a adherir inmediatamente, generando una burbuja de recirculación que aumenta la succión en esta zona. Conforme α sigue aumentando, esta burbuja se desplaza más hacia el borde de ataque, dificultando la readhesión de la capa límite, hasta alcanzar un valor crítico en el que ya no se produce y, por ello, la sustentación cae bruscamente (Fig. 1.12B). Es en esta zona donde se despliega el álula, lo que frena el avance de la burbuja de recirculación y, con ello, suaviza las presiones adversas en el borde de ataque, lo que retrasa de forma muy efectiva la entrada en pérdida (Fig. 1.12D; Álvarez *et al.* 2001, Meseguer *et al.* 2004, Lee *et al.* 2012).

Finalmente, la región más distal del ala carece de estructura esquelética y son las plumas primarias más externas las que se disponen en el borde de ataque (Fig. 1.12A). Este perfil de espesor fino genera también una burbuja de recirculación próxima al borde de ataque, pero en este caso la burbuja se extiende hacia el borde de salida. A velocidades elevadas, el coeficiente de sustentación necesario para el vuelo es pequeño y, por tanto, el ángulo de ataque también es pequeño. Ya que en este caso la entrada en pérdida no es el criterio que dirige el diseño del ala, el perfil puede ser fino (Álvarez *et al.* 2001). Proximalmente, las plumas primarias se superponen unas sobre otras, impidiendo el paso de aire, pero en la parte más distal no lo hacen, lo que lleva a una disposición ranurada. Estas ranuras pueden ser muy leves o estar muy marcadas debido a la escotadura de las plumas, como en el caso de las rapaces diurnas (Savile 1956). Las ranuras se han interpretado como útiles para dos aspectos aerodinámicos: por una parte, permiten que parte del flujo de aire ventral inyecte movimiento sobre la capa laminar superior, evitando su desprendimiento y retrasando así su entrada en pérdida (Meseguer *et al.* 2004); por otra, las ranuras suavizan la formación de los torbellinos marginales en los extremos de las alas, lo que reduce la resistencia inducida (Tucker 1993).

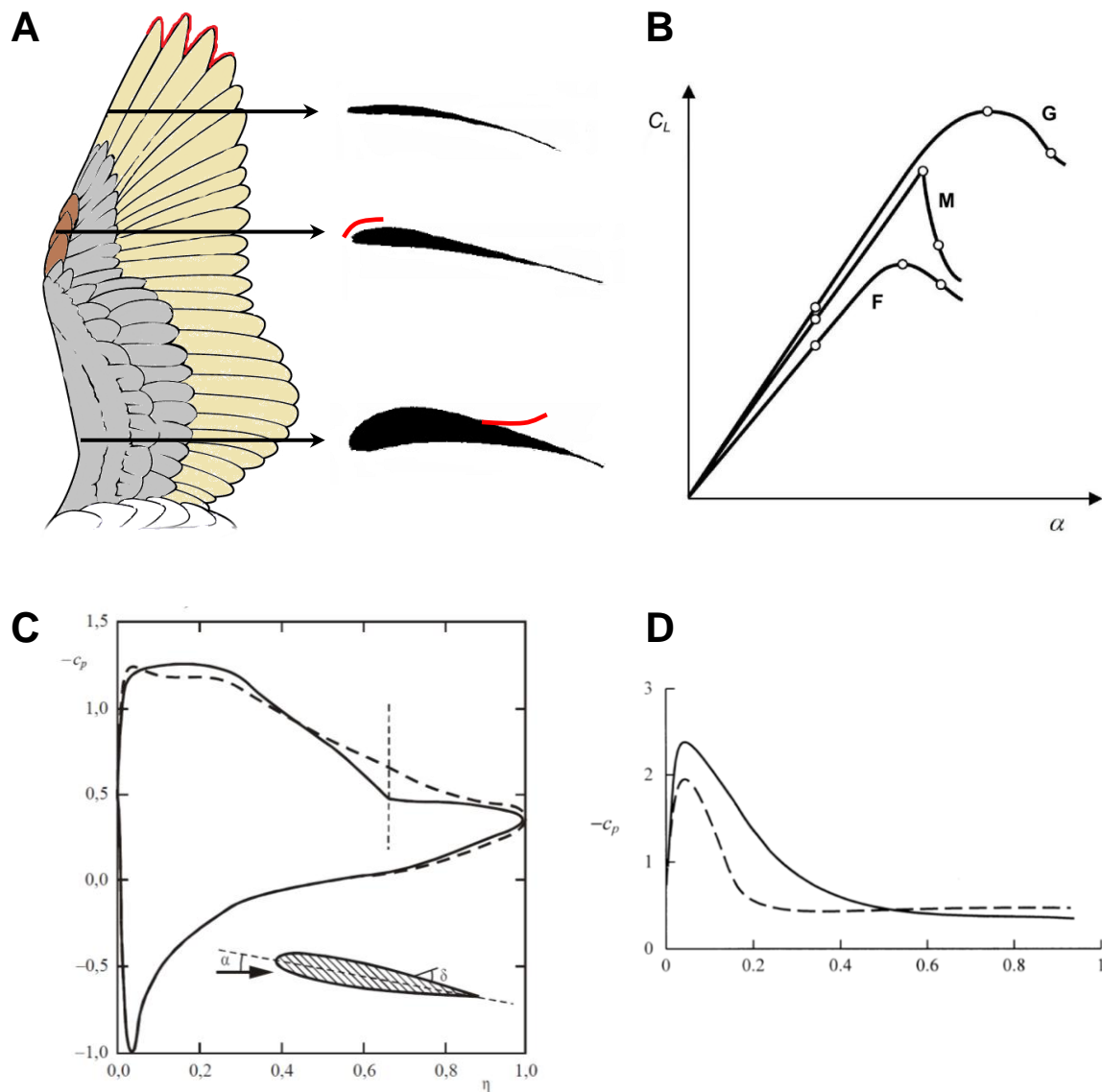


Figura 1.12. (A) Esquema de un ala mostrando sus diferentes secciones: de perfil grueso, intermedio y fino. Los dispositivos hipersustentadores están marcados en rojo. (B) Variación del coeficiente de sustentación (c_L) con el ángulo de ataque (α) en perfiles gruesos (G), medios (M) y finos (F). Modificado de Meseguer *et al.* (2004). (C) Variación del coeficiente de presión (c_p) con la distancia adimensional del ala (η) en un perfil simétrico (línea continua). La línea discontinua muestra el resultado del mismo perfil al mismo α , en el que se ha defleto una placa que simula el efecto de las cobertoras. Extraído de Meseguer *et al.* (2004). (D) Variación del coeficiente de presión (c_p) con la distancia adimensional del ala (η) en la superficie superior del ala, a un ángulo $\alpha = 25^\circ$. La línea continua corresponde a un perfil con álula desplegada, mientras que la línea discontinua indica el mismo perfil pero sin álula. Extraído de Álvarez *et al.* (2001).

Geometría en planta del ala: alargamiento

La relación entre la longitud y la anchura de un objeto plano es una de las maneras más simples de recoger su forma. La forma en planta de un ala es una característica

aerodinámica muy importante y se conoce como alargamiento (AR). Se estima como el cociente entre el cuadrado de la envergadura (B^2) y la superficie sustentadora (S_L). Como se vio anteriormente, cuanto mayor sea el alargamiento de las alas de un ave menor será la potencia necesaria para vencer la resistencia aerodinámica generada por ellas (P_{pro}) y, por tanto, menor será la potencia mecánica necesaria para volar (P_{mec}). Esto es corroborado por la teoría de Prandtl, diseñada para un ala larga tridimensional, cuyas ecuaciones permiten obtener el coeficiente de sustentación (C_L) y el de resistencia inducida (C_{Di}), siendo este último una resistencia aerodinámica no ligada a la viscosidad (Meseguer y Sanz 2007):

$$\frac{\partial C_L}{\partial \alpha_w} = \frac{\partial C_l / \partial \alpha}{1 + \frac{\partial C_l / \partial \alpha}{\pi AR}} (1-k)$$

$$C_{Di} = \frac{C_L^2}{\pi AR} (1+k^2)$$

donde α_w y α son, respectivamente, los ángulos de ataque del ala y de un perfil determinado, C_l es el coeficiente de sustentación de ese perfil y k es una constante, que depende de la forma en planta del ala (es nula cuando el ala es elíptica). Estas expresiones muestran que, para un mismo ángulo de ataque y a igualdad de forma y superficie sustentadora, las alas de mayor alargamiento generan más sustentación y menos resistencia que las menos alargadas. Del mismo modo, y manteniendo constantes el resto de las variables, las alas de forma elíptica presentan menor resistencia inducida y mayor sustentación, lo que se debe a, dentro del alcance de la teoría de Prandtl, que dan lugar a torbellinos marginales poco intensos.

Los beneficios aerodinámicos de un mayor alargamiento se oponen a ciertos requerimientos estructurales, pues al aumentar AR también lo hace el momento flector producido por las fuerzas de sustentación en la raíz del ala. Ello se traduce en que las alas más largas y estrechas son mecánicamente menos resistentes y, por tanto, tienen menos capacidad de maniobra. Por ello, las alas de las aves están sujetas al compromiso funcional de tener un alargamiento lo bastante alto como para volar eficientemente y ser lo bastante resistentes para soportar el estrés generado por el aleteo y las maniobras del vuelo (Pennycuik 2008).

Carga alar

La carga alar (WL) es el peso (Mg) que soportan las alas de un ave por unidad de superficie (S_L):

$$WL = \frac{Mg}{S_L}$$

En un modelo de vuelo estacionario, en el que el ala permanece fija, como es el caso del planeo o durante el aterrizaje, la carga alar va a determinar la velocidad a la que el flujo de aire pasa por el ala (V_t), lo que depende del coeficiente de sustentación (C_L) y de la densidad del aire (ρ):

$$\frac{Mg}{S_L} = \frac{\rho V_t^2 C_L}{2}$$

Así, a igualdad de carga alar, un ave de mayor tamaño tiene que volar a mayor velocidad que una más pequeña (Tennekes 2009). Esta ecuación indica también que, para un mismo valor de C_L , un ave con un valor de WL más bajo podrá mantener la sustentación volando a menor velocidad que otra que lo tenga mayor. Debido a su importancia para el vuelo lento, la carga alar es muy importante para la maniobrabilidad de un ave (Norberg 2002, Longrich 2006), siendo directamente proporcional al radio de giro (r):

$$r = \frac{2 Mg}{S_L \rho C_L \sin \varphi}$$

donde el ángulo φ indica la inclinación del ave respecto a la horizontal (conocido en aeronáutica como ángulo de balanceo). Esta función indica que, a igualdad de ρ , C_L y ángulo φ , un ave con un valor bajo de WL es capaz de girar más súbitamente (esto es, con un radio de giro menor) que una de valor alto. Por tanto, una carga alar baja proporciona mayor capacidad para el vuelo lento y para el cambio de dirección, lo que en definitiva se traduce en mayor maniobrabilidad.

La carga alar (WL) es un concepto útil para el modelo de ala fija (planeo), porque asume que la velocidad del flujo de aire es igual sobre toda el ala y el cuerpo del ave. Sin embargo, Pennycuik (2008) considera que la relación funcional entre carga alar y vuelo es poco relevante para un modelo de vuelo aleteado, ya que el movimiento de las alas respecto al cuerpo genera diferentes velocidades del flujo de aire en las distintas zonas del ala y del cuerpo. Esto se pone de manifiesto en la ecuación que permite calcular la potencia necesaria para soportar el peso del ave (P_{ind}), en la que no

aparece como factor la superficie sustentadora (S_L), lo que indicaría que una baja carga alar no implica mayor eficiencia energética. No obstante, la aseveración de Pennycuick se refiere a un modelo de aleteo continuo y, por tanto, el efecto neto que la carga alar pueda tener sobre la velocidad y la potencia dependerá de la cantidad y duración de las fases de planeo-aleteo que tenga un ave durante todo su vuelo (véanse los tipos de vuelo: sección 2.4). Dicha aseveración tampoco afectaría al aterrizaje ni a aquellas maniobras de giro que no impliquen aleteo.

Frecuencia de aleteo

En el caso del vuelo aleteado, los músculos pectorales y supracoracoideos son los que se encargan principalmente de proporcionar la potencia mecánica necesaria para que las alas batan. La potencia generada por unidad de masa muscular (potencia específica) depende directamente de la frecuencia de contracción muscular. Dado que los músculos del vuelo actúan directamente sobre las alas, su frecuencia de contracción será igual a la de batimiento alar (fa). Esta frecuencia no se desvía demasiado de la frecuencia “natural” que le corresponde al ave en función de la densidad del aire (ρ), de su masa (M), su envergadura (B) y su superficie alar (S_L) (Pennycuick 1990, 2008):

$$fa = M^{3/8} g^{1/2} B^{-23/24} S_L^{-1/3} \rho^{-3/8}$$

donde se ha omitido la constante de proporcionalidad en el entendimiento que fa se expresa en Hz y el resto de magnitudes están en el sistema internacional (SI).

Tamaño. Relación alométrica en las variables aerodinámicas

El estudio comparativo de individuos y especies de diferente tamaño precisa de la abstracción matemática de sus proporciones, esto es, el concurso de ecuaciones alométricas. Tales funciones relacionan cualquier variable de forma (y) con una variable de tamaño (x), según la siguiente relación potencial (1), que se puede linealizar tomando logaritmos (2):

$$(1) \quad y = a x^b$$

$$(2) \quad \log y = \log a + b \log x$$

Los organismos que se diferencian solo en el tamaño, manteniendo las mismas proporciones, son geoméricamente iguales. En estos casos el valor de la pendiente (b)

será igual a 1 y el crecimiento de uno a otro se denomina isométrico, por no cambiar la forma. Según las leyes de la semejanza geométrica, si la variable de forma es una longitud y la de tamaño es una superficie, esta última variará de manera proporcional al cuadrado de la primera ($S = L^2$), siendo el valor de la pendiente (b) igual a 0,5. En cambio, si la variable de tamaño es un volumen (o la masa corporal del organismo), ésta será proporcional al cubo de la longitud ($V = M = L^3$), presentando una pendiente de valor 0,333, o a la potencia $3/2$ de la superficie ($V = M = S^{3/2}$), en cuyo caso la pendiente para la variable superficial en relación al volumen será 0,667. Cualquier desviación de este comportamiento isométrico (i.e. $b \neq 1$, $b \neq 0,5$, $b \neq 0,333$ y $b \neq 0,667$, según los casos) implica que hay un cambio de forma asociado al cambio de tamaño, es decir, una variación alométrica, sujeta a las leyes de la semejanza elástica. Un cambio alométrico se produce como compensación frente a necesidades dependientes del área superficial, del área de la sección transversal y del volumen (McMahon y Bonner 1986).

Pennycuick (2008) muestra las relaciones alométricas de la masa corporal (M) con la envergadura (B), la superficie sustentadora (S_L) y el alargamiento (AR) en 220 especies de aves voladoras, pertenecientes a 18 órdenes:

$$B = a M^{0,39} \quad (b \text{ esperada} = 0,333)$$

$$S_L = a M^{0,694} \quad (b \text{ esperada} = 0,667)$$

$$AR = a M^{0,136} \quad (b \text{ esperada} = 0)$$

Según esto, las aves más pesadas tenderán a tener envergaduras relativamente mayores que las aves más pequeñas. En cambio, la variación en la superficie de sustentación entre las aves es bastante más cercana a las predicciones del cambio isométrico. En el último caso, se esperaba que el alargamiento variara independientemente del tamaño, pero esta relación se encuentra afectada por la presencia de los paseriformes, que son pequeños y presentan, en general, un bajo alargamiento.

Por último, si consideramos a todas las aves como geoméricamente iguales y tomamos la ecuación de la frecuencia de batido alar, se obtiene que la frecuencia esperada de aleteo varíe según la potencia $-1/6$ de la masa. Esto implica que la potencia disponible producida por los músculos (P_{musc}) será proporcional a $M^{5/6}$. En cambio, Pennycuick estimó que la potencia de vuelo requerida (P_{mec}) se escala con $M^{7/6}$. Dado que la potencia generada por los músculos para poder desarrollar un vuelo aleteado

tiene que ser mayor que la potencia necesaria para volar ($P_{musc} > P_{mec}$), esto implica que en una serie de aves, geoméricamente similares, se alcanzará un límite máximo de masa a partir del cual el vuelo propulsado ya no es mecánicamente posible (Fig. 1.13; Pennycuick 2008). Este límite teórico se sitúa en torno a los 16 kg y coincide con el máximo del rango de masas de los machos de avutarda de Kori (*Otis kori*), considerada una de las aves voladoras activas más pesadas (10-15 kg: Hallager y Boylan 2004).

El análisis empírico de las 220 especies resultó en una pendiente negativa mucho más acusada de lo esperado:

$$fa = a M^{-0,256} \text{ (b esperada = -0,167) ,}$$

lo que revela una relación alométrica, en la que las aves grandes aletean sus alas con menor frecuencia que las pequeñas. Esto se debe a que los músculos de vuelo de las aves grandes generan una menor potencia específica disponible y, por tanto, el aleteo es más costoso para ellas (Pennycuick 2008).

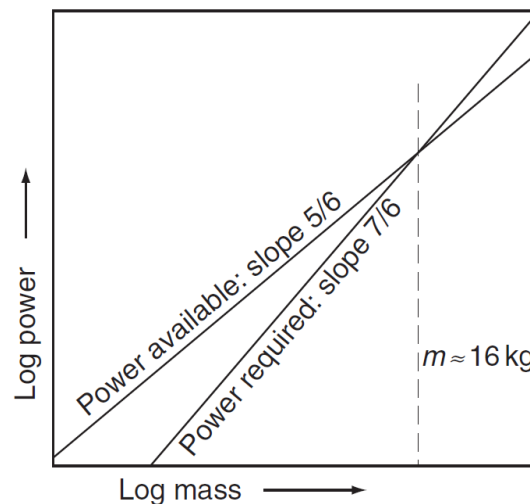


Figura 1.13. Relación logarítmica de la potencia requerida para volar (P_{mec}) y la potencia disponible desde los músculos de vuelo (P_{musc}) frente a la masa en aves geoméricamente similares. Debido a que esta similitud no se cumple en las aves, la pendiente de P_{musc} puede ser menos inclinada. Extraído de Pennycuick (2008).

Densidad del aire

Los músculos de un ave realizan un trabajo mayor cuando vuela a una determinada altitud que cuando lo hace a nivel del mar. Esto se debe a que la densidad del aire (ρ) disminuye conforme aumenta la altitud y, como se vio en las ecuaciones anteriores, la

potencia de vuelo (P_{mec}) es función de la densidad del aire. Cuando la densidad aumenta la resistencia aerodinámica es mayor (esto es, P_{par} y P_{pro} aumentan), pero el trabajo necesario para soportar el peso es menor (P_{ind} disminuye), ya que la fuerza de sustentación (L) aumenta proporcionalmente con la densidad. El resultado neto es que la potencia mecánica necesaria para el vuelo es menor cuando aumenta la densidad del aire, en una proporción inversa a la raíz cuadrada de la densidad:

$$P_{mec} \propto \frac{1}{\rho^{1/2}}$$

De manera similar, como se vio en la ecuación de la frecuencia de aleteo (fa), dicha frecuencia disminuye también en un aire más denso, en una proporción inversa a la potencia 3/8 de la densidad (Pennycuick 2008).

$$fa \propto \frac{1}{\rho^{3/8}}$$

Esto indica, en resumen, que el vuelo en una atmósfera más densa es mecánicamente menos costoso. La densidad atmosférica y la concentración de O_2 han variado a lo largo del Fanerozoico, como consecuencia del vulcanismo o de la actividad fotosintética (Budyko *et al.* 1985, Berner, 1997, Ward y Berner 2011). Dichas variaciones en las condiciones atmosféricas se deben tener en cuenta si se desea hacer inferencias sobre el vuelo de organismos pretéritos, como las aves basales. En esta línea, se ha propuesto que la aparición de los diferentes grupos de animales voladores (insectos, pterosaurios, murciélagos y aves) coincidió con períodos de hiperoxia y densidad atmosférica elevada (Dudley 1998).

2.3. Requisitos estructurales y mecánica del ala

Hasta ahora se han discutido los beneficios aerodinámicos que comportan determinadas morfologías y estructuras alares. Sin embargo, en algunos casos tales beneficios pueden ir en detrimento de la ventaja mecánica del movimiento del ala o de la resistencia a algún esfuerzo de los elementos que la componen. Por ello, las alas de las aves tienen que alcanzar un compromiso entre ser lo suficientemente ventajosas desde un punto de

vista aerodinámico, por un lado, y ser lo bastante resistentes como para soportar el estrés generado por el aleteo y las maniobras de su vuelo, por otro.

Teoría de vigas

Dentro de los tetrápodos, las aves presentan un tipo peculiar de bipedestación, en el que sus extremidades soportan diferentes tipos de esfuerzos. Los miembros posteriores soportan principalmente esfuerzos flectores y de compresión (De Margerie *et al.* 2005, Farke y Alicea 2009), al igual que ocurre en la mayoría de bípedos o cuadrúpedos terrestres. En cambio, las fuerzas aerodinámicas que soportan los miembros anteriores generan fundamentalmente esfuerzos de flexión y torsión. Si consideramos un ala como una viga horizontal fijada en uno de sus extremos, que soporta diferentes esfuerzos, las deformaciones que experimente se enmarcarán en la teoría de vigas (Fig. 1.14). Para un tratamiento más profundo sobre esta teoría, aplicada a estructuras biológicas, se puede acudir a textos generales, como Alexander (1968) y Pennycuick (2008), o bien a trabajos más específicos, como Cubo y Casinos (1998, 2000), Casinos y Cubo (2001) De Margerie *et al.* (2005), Farke y Alicea (2009) y Palmqvist *et al.* (2011).

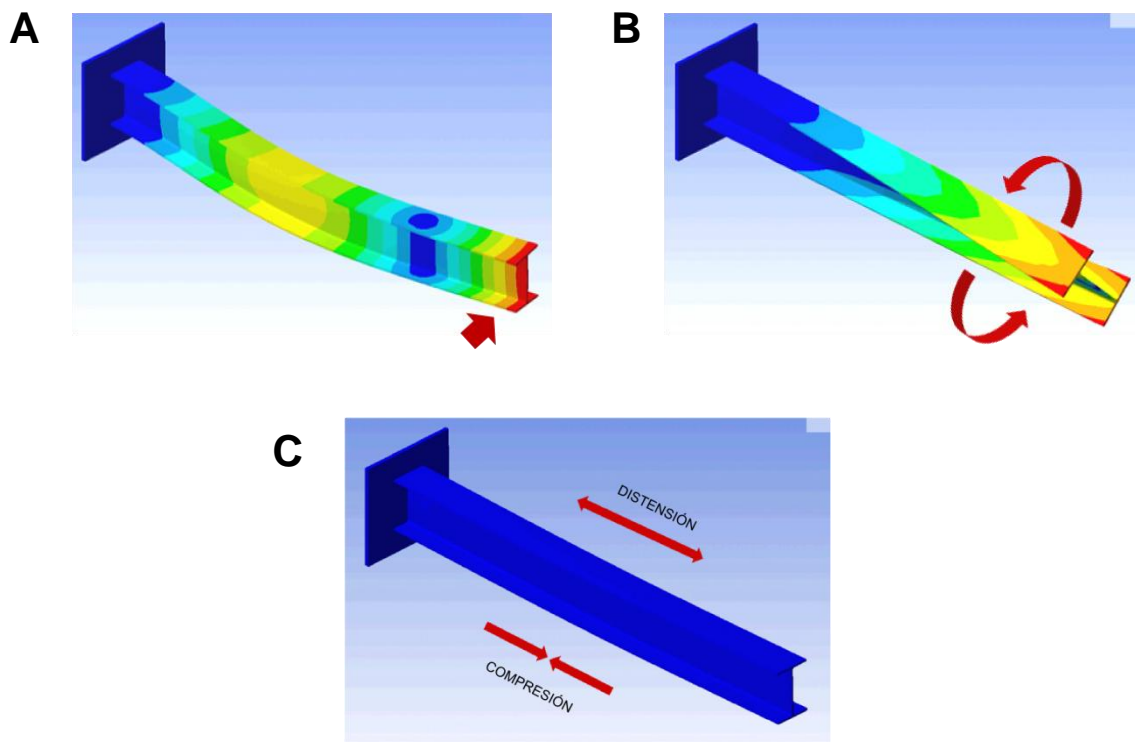


Figura 1.14. Ilustración de los tipos de esfuerzos soportados por una viga. Las flechas rojas representan la fuerza aplicada. **(A)** Esfuerzo de flexión. **(B)** Esfuerzo de torsión. **(C)** Esfuerzos axiales. Imágenes de las vigas tomadas de <http://en.wikipedia.org/wiki/Bending>.

En primer lugar, conviene indicar que cualquier fuerza (F) aplicada sobre un cierto punto de una viga va a producir un momento de fuerza (m) sobre el punto de fijación de la viga, que será igual al producto vectorial de dicha fuerza por la distancia entre el punto donde es aplicada y el punto de fijación o articulación de la viga (d):

$$m = Fd,$$

ecuación que indica que el momento de fuerza se incrementará con la distancia del punto de aplicación de la fuerza al punto de fijación. La fuerza aplicada por unidad de área (F/S) es el esfuerzo (*stress*, σ), que equivale a la presión. Cuando se aplica un esfuerzo sobre un material, se produce una deformación (*strain*, ε) en este último, que se mide por la variación en longitud (Δl) respecto a la longitud inicial (l_0). La relación entre ambos, por tanto, indicará la elasticidad o dureza del material para deformarse frente a una presión determinada, lo que se conoce como módulo elástico (E):

$$E = \frac{F/S}{\Delta l/l_0} = \frac{\sigma}{\varepsilon}$$

Así, un material duro y rígido (*stiff*) presenta un valor de E elevado, pues se deforma poco frente a una presión alta. Los huesos, las plumas y muchos otros materiales se comportan manteniendo una relación lineal entre el esfuerzo y la deformación, es decir, su módulo elástico permanece constante (responden por tanto a la conocida ley de Hook y se pueden denominar materiales *hookeanos*). El concepto de resistencia (*strength*) hace referencia al esfuerzo frente al que dicha relación lineal desaparece, es decir, cuando el material se rompe o se deforma permanentemente.

La dureza y la resistencia de la viga dependen de las propiedades del material que la compone y de la geometría de su sección sagital. Por una parte, los esfuerzos de flexión sobre una viga provocan compresión en una región y tensión en la otra. La deformación debida al momento flector (m_f) viene dada por la siguiente ecuación:

$$r = \frac{EI}{m_f}$$

donde r es el radio con el que se curva la viga debido al momento flector aplicado m_f , E es el módulo elástico e I es el segundo momento del área de la sección de la viga. Así, a mayor momento flexor, menor radio de curvatura y, por tanto, más deformación. El término EI es la dureza flexural, que contribuye a disminuir la deformación causada por

el esfuerzo flector en la viga. Esto puede ocurrir porque el material sea duro (E elevado), pero también porque la distribución del material en el corte sagital de la viga maximice el segundo momento del área (I). Este último depende de la cantidad de material dispuesto en el corte sagital de la viga y de la distancia de este material al centroide del corte en el eje del esfuerzo aplicado. Por tanto, un corte sagital con forma circular soportará los esfuerzos flectores de la misma forma en cualquier dirección, mientras que las secciones elípticas o rectangulares maximizan el segundo momento del área en su eje mayor.

Por otro lado, los esfuerzos torsionales resultan en movimientos de cizalla, que van a deformar la viga de acuerdo con la siguiente función:

$$\theta = \frac{m_t}{GJ}$$

en la que θ es el ángulo en que se dobla la viga debido a un momento de torsión m_t . El módulo de cizalladura (G) indica la dureza de la viga para soportar esfuerzos y deformaciones torsionales, de igual forma que lo hace el módulo de elasticidad para los esfuerzos flectores. J es el segundo momento polar del área sagital de la viga, que resulta de la suma de los segundos momentos I en las dos direcciones ortogonales ($I_{xx}+I_{yy}$). El término GJ es la dureza torsional de la viga, cuyo aumento reduce la deformación causada por los esfuerzos torsionales. Es análogo a la dureza flexural y, al igual que ésta, se puede incrementar tanto con la dureza del material (G elevado) como maximizando J . Al igual que ocurre con I , el segundo momento polar J se maximiza con la distancia del material al centroide y, además, será máximo cuando la forma de la sección sagital sea circular.

Por último, las vigas también pueden soportar esfuerzos axiales, que pueden ser compresivos o distensivos (Fig. 1.14C). La resistencia de la viga a estos esfuerzos dependerá del material y del área del corte transversal, pero no de la forma de la sección, como ocurría en los dos casos anteriores. Así, una sección grande soportará mayores esfuerzos axiales que una pequeña. Estos esfuerzos en el ala son minoritarios, pero las extremidades posteriores soportan el peso del ave, debiendo resistir los esfuerzos compresivos, especialmente en la tibia y el tarso.

Extrapolando el comportamiento de una viga al del ala de un ave en vuelo, podemos prever el significado funcional de la morfología de sus elementos estructurales. Así, la sección sagital de los huesos del miembro anterior y del raquis de

las plumas rémiges indicará su capacidad para resistir tales esfuerzos. Los huesos del ala son tubos huecos, con una pared cortical relativamente delgada (Fig. 1.15A). Esta estructura ha permitido a las aves, por un lado, aligerar su peso, y por otro, aumentar su resistencia a los esfuerzos flexores y torsionales, ya que al alejar la cortical del centroide se maximizan los momentos segundos I y J . Sin embargo, una pared cortical excesivamente delgada puede terminar colapsando ante esfuerzos compresivos relativamente pequeños. Para evitar esto, en el hueco interno del hueso aparece una red de trabéculas óseas, que son más densas en la zona de las epífisis, donde se producen más presiones debido a las inserciones musculares (Pennycuik 2008). Además, una sección del hueso elíptica es óptima para soportar esfuerzos flexores en la dirección del eje mayor (se maximiza I), por lo que un húmero comprimido antero-posteriormente será muy eficiente para soportar el momento flector aplicado por la sustentación. En cambio, una sección circular soporta mejor los esfuerzos de torsión, ya que J es máxima cuando I es igual en las dos direcciones del esfuerzo ($I_{xx}=I_{yy}$). La configuración del húmero y de la ulna sigue un patrón general en las aves para optimizar la resistencia a los esfuerzos torsionales, mientras que el radio y el carpometacarpo no lo presentan (De Margerie *et al.* 2005). Esa optimización del húmero y de la ulna no se da en los planeadores marinos (tipo albatros) ni en los buceadores propulsados por sus alas, como las alcas. Finalmente, ya que los dos momentos de fuerza (m_f y m_t) resultan del producto de su fuerza y de la distancia a la articulación, un hueso más corto reducirá el momento de la fuerza respecto a uno más largo. Por otro lado, dado que el diámetro de la sección (sea circular o elíptica) incrementa los momentos segundos I y J , entonces una relación de aspecto del hueso (longitud/diámetro) que corresponda a una alta robustez será indicativa de una resistencia a los esfuerzos flectores y torsionales mayor que la de un hueso cuya construcción sea más grácil.

El raquis de las plumas también soporta fuerzas torsionales y flectoras, especialmente las primarias más externas. Como se vio anteriormente, el raquis consta de un parénquima esponjoso, rodeado por una pared cortical de queratina. La queratina es un material más elástico que el hueso (mayor E) pero no es menos resistente. La sección de una pluma primaria (Fig. 1.15B) muestra que la zona del cálamo es tubular, pero a partir de la zona donde nacen los vexilos la sección del raquis se hace rectangular, con el eje antero-posterior como eje mayor. Esta geometría le permite una alta resistencia frente al momento flector aplicado por la corriente de aire incidente mediante la resistencia aerodinámica (I_{xx} elevado). Sin embargo, esta geometría penaliza

la resistencia frente a la flexión aplicada por la fuerza de sustentación (I_{yy} menor) y frente a los esfuerzos de torsión (J bajo). Por ello, para aumentar la resistencia flexora, las paredes dorsal y ventral del raquis se refuerzan con una mayor cantidad de queratina. Igualmente, para aumentar su resistencia a la torsión las paredes laterales y la pared ventral presentan un surco, lo que les permite cierto grado de deformación. La resistencia de la pluma a los esfuerzos depende más de la geometría del raquis que de las propiedades locales del material (Bachmann *et al.* 2012).

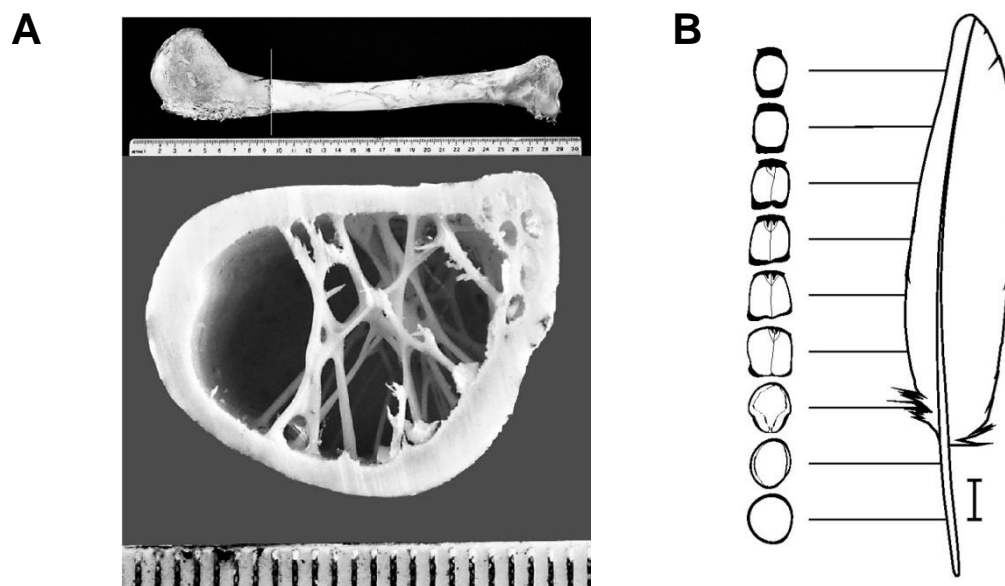


Figura 1.15. (A) Sección transversal del húmero de un cisne (*Cygnus cygnus*). Imagen extraída de Pennycuik (2008). **(B)** Corte transversal a diferentes alturas del cálamo y del raquis de una pluma remera. Imagen extraída de Bachmann *et al.* (2012).

Mecánica del ala

Los elementos esqueléticos del ala y las plumas de vuelo forman una estructura cuya superficie recibe las fuerzas aerodinámicas. Éstas se transfieren en forma de momentos flectores y torsionales, desde las plumas a los huesos y desde las zonas más distales a las proximales.

La estructura esquelética del ala se extiende desde la cabeza del húmero, que es la raíz, hasta aproximadamente la mitad de su longitud total. El húmero articula con la cavidad glenoidea del hombro, orientándose hacia atrás en relación al borde de ataque del ala. Esta articulación tiene gran libertad de movimiento en todas las direcciones:

elevación-depresión, protracción-retracción y rotación. Como se mencionó anteriormente, el húmero es un hueso tubular hueco cuya pared cortical es delgada, por lo que es muy eficiente para soportar esfuerzos de flexión y torsión. Durante el vuelo, la fuerza de sustentación tiende a doblar el ala hacia arriba y, debido a que la mayor parte del área del ala se localiza delante del eje del húmero (Fig. 1.16), también empuja al ala a girar hacia arriba. Esto genera, por tanto, un momento flector y un momento de torsión en la raíz del ala. Ambos son contrarrestados por la acción de la musculatura pectoral sobre su punto de inserción en la cara ventral de la cresta deltopectoral.

Los esfuerzos flectores y torsionales que recibe el húmero se transfieren desde el antebrazo a través de la articulación del codo. La ulna también tiene una sección tubular y su pared cortical es igualmente delgada, por lo que es muy resistente a los esfuerzos mencionados. Tanto a nivel geométrico como microestructural, la ulna y el húmero están especialmente bien adaptados para resistir los esfuerzos torsionales (De Margerie *et al.* 2005). La ulna se curva longitudinalmente y se orienta oblicua hacia delante, desde el codo hasta el borde de ataque, donde se une con la mano a través de la muñeca. A diferencia del hombro, el codo y la muñeca apenas tienen capacidad de rotación o de elevación-depresión. Sus movimientos son de flexión-extensión en un solo plano, a modo de bisagra. Sin embargo, los planos de articulación del codo y de la muñeca no son paralelos, sino que la mano queda inclinada hacia arriba respecto al plano que forman la ulna y el húmero. Debido a que el antebrazo no puede rotar respecto al húmero, ni la mano respecto al antebrazo, los esfuerzos flectores que reciben se transfieren al extremo distal del húmero como esfuerzos torsionales. Además, el hecho de que la mayor parte de la superficie del ala se encuentren detrás del eje del antebrazo y del eje de la mano (Fig. 1.16) genera un momento torsional de giro hacia abajo en la ulna y en el carpometacarpo. Tales esfuerzos se transfieren desde las plumas de vuelo a los huesos.

El radio, en cambio, actúa como una biela de empuje entre el extremo distal del húmero y el hueso carpo radial, lo que permite acoplar los movimientos de la muñeca con los del codo (Hildebrand 1982). Esto implica que los principales esfuerzos que soporta el radio no son torsionales ni flectores (de ellos se encarga la ulna), sino axiales, lo que se ve reflejado en su histología y en la sección de su diáfisis, que es menos redondeada (Cubo y Casinos 2000, De Margerie 2002).

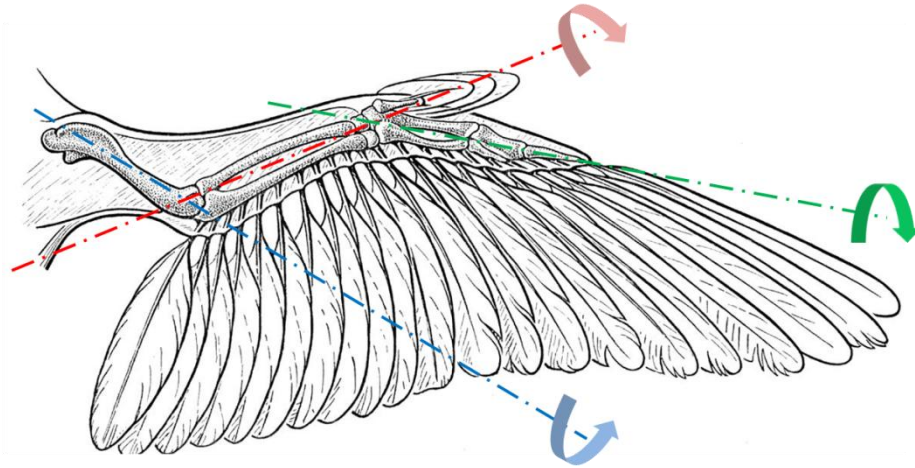


Figura 1.16. Ejes de torsión de los elementos del ala. En el brazo la mayor parte de la superficie alar está delante del eje (azul), produciendo un esfuerzo torsional de cabeceo hacia arriba. En el antebrazo (rojo) y en la mano (verde) la superficie sustentadora se dispone detrás de los ejes lo que provoca torsión con cabeceo hacia abajo. Imagen modificada de Herzog (1963).

Por su parte, las plumas de vuelo transmiten los esfuerzos a los huesos. Las primarias se insertan en los huesos de la mano, las más externas en el dedo II y las más internas en el carpometacarpo. Esta inserción se hace mediante folículos reforzados por tejido conectivo, por lo que no permite a las plumas ningún grado de movimiento respecto a los huesos. Durante el vuelo, las primarias soportan fuerzas de flexión hacia arriba y de torsión hacia abajo, que son transmitidas como momentos flectores y torsionales a los huesos de la mano a través de los folículos. Los momentos de todas las primarias son recibidos en la base de la mano y transmitidos al antebrazo a través de la muñeca como esfuerzos torsionales.

Las plumas secundarias se insertan en la cara posterior de la ulna, a través de folículos reforzados que son relativamente flexibles. En este caso la inserción sí permite un movimiento ascendente-descendente de las plumas respecto al hueso. Los esfuerzos recibidos por las secundarias se transmiten a la ulna a través del ligamento interremigial, que une a los folículos de todas las rémiges desde el codo hasta el extremo del dedo mayor de la mano. Este ligamento se tensa al extenderse completamente la muñeca. El hecho de que la ulna esté curvada, unido a que el plano de articulación de la muñeca se inclina hacia arriba, provoca que la tensión del ligamento despliegue al máximo las secundarias y las incline hacia abajo, lo que aumenta la curvatura del perfil del ala. Como se vio previamente, esta configuración otorga una elevada sustentación, que es

empleada para el vuelo lento, ya sea en planeo, aleteo o aterrizaje. Para vuelos a mayor velocidad, las aves flexionan más el codo y la muñeca, reduciendo así la envergadura y la superficie del ala, y aplanando su perfil. Esta configuración “en flecha” permite reducir la resistencia aerodinámica y, aunque también disminuye la sustentación, esta última es menos necesaria a velocidades elevadas (ver ap. 2.2 de este capítulo).

2.4. Modos de vuelo en aves modernas

En las dos secciones anteriores se han discutido las características aerodinámicas del vuelo de las aves, utilizando a tales efectos modelos estacionarios para el planeo y el vuelo aleteado. Obviamente, un ave solo puede volar planeando o aleteando; sin embargo, en el seno de las más de 10.000 especies conocidas (Clements 2011) se aprecia un enorme rango de variación respecto a la manera de volar, pues se dan grandes diferencias en cuanto a la maniobrabilidad, la alternancia de fases de aleteo-planeo, la obtención de energía para el planeo, la frecuencia de aleteo y un largo etcétera. Diferentes grupos taxonómicos pueden presentar comportamientos de vuelo similares, mostrando convergencias morfológicas, como ocurre entre los vencejos (Apodiformes) y las golondrinas (Passeriformes). En cambio, dentro de un mismo taxón pueden aparecer diferentes estilos de vuelo, acordes con los diferentes nichos ecológicos explotados por sus especies, como en el caso de gaviotas y alcas, dentro del orden Charadriiformes. No obstante, si se hace un importante ejercicio de abstracción y se toma el comportamiento predominante de un ave durante su vuelo, se puede obtener una clasificación general de las especies en cuanto a su modo de vuelo. Aunque haya especies que muestran comportamientos intermedios, e incluso algunas que pueden modificar su vuelo de un tipo a otro concreto, esta clasificación es muy útil para hacer interpretaciones mecánicas a partir de análisis morfológicos (v.g. Savile 1956, Viscor 1987, Norberg 2002).

El tipo de vuelo de un ave se ve directamente influenciado por la forma en planta de sus alas, como se discutió en el apartado 2.2 al estudiar el alargamiento alar (AR es un estimador de la forma del ala). Esta morfología afecta también a la disposición de los mecanismos hipersustentadores y a la proporción del ala que es ocupada por un tipo de perfil u otro, pues ambos factores desempeñan un papel aerodinámico muy importante. Por ello, en primer lugar veremos las morfologías típicas dentro de las aves voladoras.

Morfología de las alas

Tal como describió Savile (1956), las aves han desarrollado varias morfologías alares fácilmente distinguibles y, aunque existen innumerables formas intermedias, se pueden distinguir cuatro morfotipos básicos a efectos de establecer una correlación entre la forma del ala y su función aerodinámica:

(1) Ala elíptica (Fig. 1.17A): es característica de la mayoría de los Passeriformes, así como de otros taxones adaptados a vivir en ambientes cerrados, como Galliformes, Piciformes, Columbiformes, Rallidae y el género *Scolopax*. En este tipo alar las plumas primarias externas son más cortas que las internas y las secundarias, mostrando un alargamiento entre bajo y medio. En general, presentan una disposición levemente ranurada en el extremo del ala, salvo en las aves más grandes (vg., córvidos y gallináceos), cuya ranuración es muy marcada. Son alas muy eficientes a velocidades moderadas y bajas, proporcionando una alta maniobrabilidad. Esto se debe a que tanto el extremo redondeado como las ranuras generan en la punta del ala estelas de torbellino poco intensas, lo que reduce la resistencia inducida del ave y aumenta su sustentación a baja velocidad.

(2) Ala de alta velocidad (Fig. 1.17B): aparece en aves que vuelan en espacios abiertos a velocidades elevadas. El tipo extremo se encuentra en los vencejos (Apodiformes) y golondrinas (Hirundinidae). También presentan este tipo de ala la mayoría de los limícolas (vg., Charadriidae y Scolopacidae), halcones (Falconidae) y chotacabras (Caprimulgidae) y, ya en un menor grado de desarrollo, los patos y gansos (Anseriformes). Todas estas especies tienen un ala que muestra una cierta disposición en flecha y apuntada, pues las primarias externas son las más largas. Esto parece generar un torbellino a lo largo del borde de ataque que aumenta tanto la sustentación como la resistencia (Videler 2005). Sus perfiles tienen la cuerda corta y son poco curvados, lo que les permite reducir su resistencia aerodinámica. Su alargamiento es moderadamente elevado, lo que le otorga mayor eficiencia energética al ave durante vuelos prolongados. El álula se localiza más cerca del cuerpo que de la punta y no suelen presentar bordes marginales ranurados. El resto de las aves adopta esta configuración en flecha para aumentar su velocidad.

(3) Alas de gran alargamiento (Fig. 1.17C): Son el tipo de ala característica de las aves planeadoras marinas, como la mayoría de Procellariiformes, llegando este morfotipo a su grado extremo en el caso de los albatros (Diomedidae). También están bien desarrolladas en los alcatraces (Sulidae) y gaviotas (Laridae). Las primarias son cortas y

la región proximal del ala es larga, apareciendo cubierta por un gran número de secundarias, lo que les confiere un alargamiento muy elevado, el cual proporciona una alta capacidad de sustentación. El álula está muy alejada del cuerpo y no presentan ranuras marginales.

(4) Alas de alta sustentación (Fig. 1.17D): Presente en las aves planeadoras terrestres, como las rapaces diurnas (Accipitriformes), las rapaces nocturnas (Strigiformes) y las cigüeñas (Ciconiidae). Son alas diseñadas para maximizar la sustentación a bajas velocidades, ya que tienen una forma elíptica alargada (*AR* moderado), con la región proximal del ala muy ancha, unos perfiles muy curvados, el álula bien desarrollada y ranuras marginales muy marcadas.

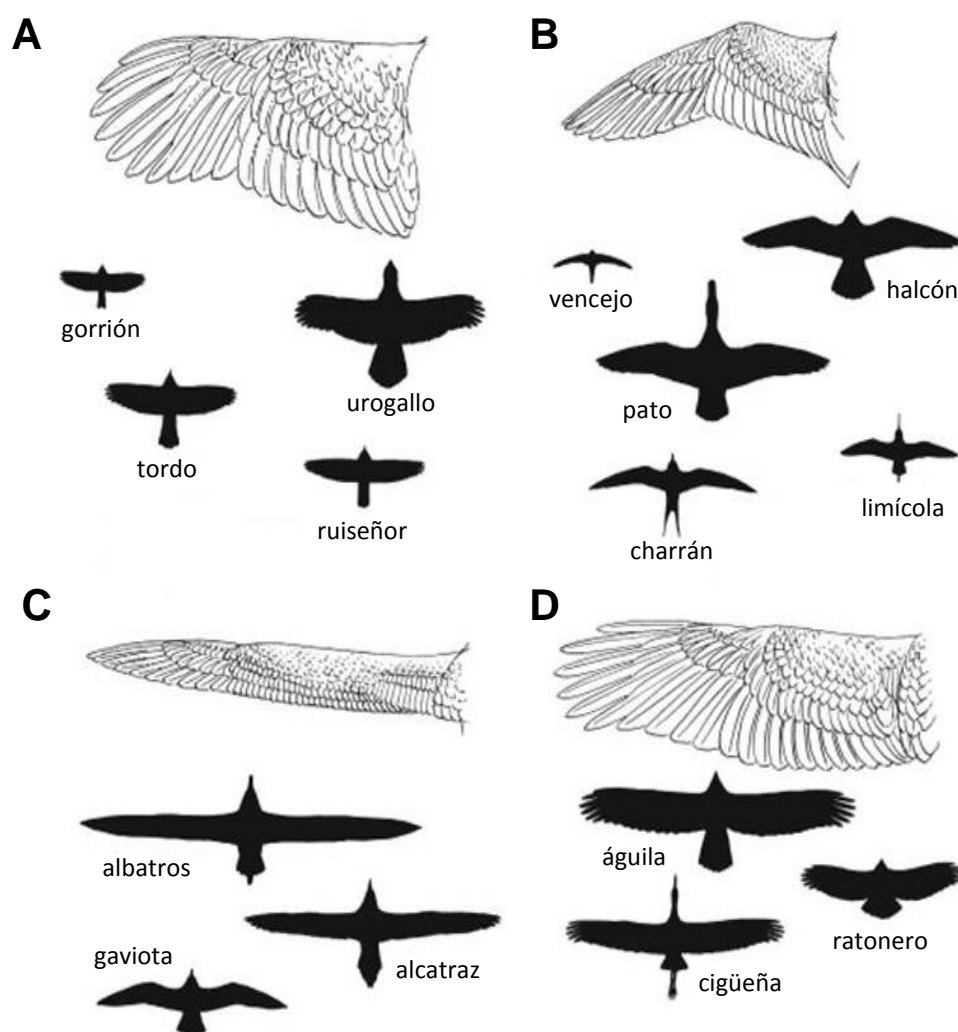


Figura 1.17. Morfotipos alares básicos en que se pueden clasificar las aves modernas. (A) Ala elíptica. (B) Ala de alta velocidad. (C) Alas de alto alargamiento. (4) Alas de alta sustentación. Modificado del Handbook of Bird Biology (Cornell Lab).

Tipos de vuelo aleteado

En la sección 2.1 se abordó la mecánica del vuelo aleteado en un modelo que asumía un ave en vuelo estacionario y con un aleteo continuo. Una buena representación de las aves actuales, en términos de diversidad, dimensiones corporales y grupos taxonómicos, se desplaza batiendo sus alas ininterrumpidamente según ese modelo (*continuous flapping* - CF; Fig. 1.18A). Estas aves abarcan un amplio rango de tamaños, con cargas alares generalmente elevadas, y suelen presentar alas medianamente alargadas, situadas dentro del rango morfológico entre las elípticas y las de alta velocidad. Este tipo de vuelo lo presentan la mayor parte de las aves que viven en ambientes abiertos, asociados a masas de agua continental (vg., patos, flamencos, garzas, limícolas, grullas, etc.), así como las buceadoras (alcas, zampullines, colimbos, cormoranes, etc.).

Cualquier ave es capaz en un momento dado de volar batiendo sus alas de forma continua. Sin embargo, este vuelo no es igual de eficiente en todas ellas. Por eso hay aves que desarrollan un vuelo intermitente. En este caso el aleteo no es continuo, sino que el ave modifica su ciclo de batido alar, de manera que alterna una fase de propulsión activa (aleteo) con una fase en la que no hay propulsión (no aleteo). En estos casos, la potencia de vuelo generada en la fase activa tiene que ser lo suficientemente elevada como para compensar la carencia energética que se produce durante la fase no activa. Según sea la fase del ciclo en la que el ave no se encuentra aleteando, se dan dos alternativas: por un lado, están las aves que combinan periodos de aleteo con periodos de planeo (*flap and gliding* - FG); por otro, aquellas que combinan el aleteo con un período balístico en el que las alas están cerradas (*flap and bounding* - FB).

Las aves aleteadoras-planeadoras (Fig. 1.18B) combinan fases prolongadas de aleteo con fases relativamente largas de planeo, en las que las alas están completamente extendidas o dispuestas en flecha. En este caso, la pérdida de altura y/o velocidad durante la fase de planeo tiene que ser compensada en la fase activa ganando altura y/o acelerando. Así, manteniéndose constantes la velocidad media y la altura media del ave, la potencia media de vuelo necesaria para un ciclo de aleteo-planeo completo será la misma que en el caso del aleteo continuo. Las aves que emplean este tipo de vuelo suelen presentar alas de alta velocidad, siendo la mayoría cazadoras aéreas (vg., vencejos, chotacabras, golondrinas, halcones, abejarucos, etc.), o bien alas de morfología intermedia con las de alto alargamiento (vg., gaviotas). También es el vuelo típico de las rapaces nocturnas (Strigiformes). Estas últimas presentan un ala de alta

sustentación porque transportan en vuelo a sus presas, lo que aumenta su carga considerablemente.

Las aves de tamaño pequeño y mediano con alas elípticas, como la mayoría de Passeriformes y Piciformes, vuelan combinando fases de aleteo con fases balísticas, lo que produce un patrón típico de movimiento ondulatorio (Fig. 1.18C). Durante la fase activa el ave genera tracción suficiente para ganar altura. En la fase inactiva el ave pliega completamente las alas sobre el cuerpo, con lo que toma un movimiento a modo de proyectil. En el momento en que se cierran las alas y la trayectoria se curva hacia abajo, el ave cae con una aceleración de 1 g (esto es, la aceleración debida a la gravedad = $9,8 \text{ m/s}^2$). En la fase activa ello se compensa con un vuelo curvado hacia arriba, lo que incrementa la aceleración que tiene que soportar el ave. Este incremento será inversamente proporcional a la fracción de aleteo (q), es decir, a la duración de la fase activa en relación a la de un ciclo completo. De esta forma, si la fracción activa dura la mitad del ciclo completo, el ave tendrá que soportar una aceleración de 2 g durante la fase activa, lo que modifica los términos de potencia inducida (P_{ind}) y potencia de perfil (P_{pro}) vistos en la sección 2.1, de manera que cuanto menor sea la fracción activa del ciclo (q), mayor será la potencia necesaria para volar (P_{mec}):

$$P_{mec} = q [P_{ind} (g/q) + P_{pro} (g/q)] + P_{par}$$

Por tanto, y a diferencia del aleteo-planeo, el vuelo balístico siempre requerirá mayor potencia que el vuelo de aleteo continuo. No obstante, este tipo de vuelo, aunque más costoso, permite a las aves pequeñas volar más rápido manteniendo un nivel aceptable de eficiencia muscular (mayor que en aves más grandes). Además, en las aves pequeñas, cuanto menor es la carga alar, mayor es la resistencia de perfil en términos relativos, con lo que resulta más ventajoso el plegado completo de las alas en la fase no activa (Bruderer y Boldt 2001).

Por último, conviene mencionar que las aves más pequeñas, los colibríes (Trochilidae), presentan un tipo de vuelo de aleteo continuo muy derivado, con el que pueden mantenerse quietos en el aire y volar en cualquier dirección. En este vuelo levitante (*hovering*) el movimiento de batido del ala se produce en forma de 8 casi horizontal y tiene una frecuencia de batido muy elevada. Este movimiento genera una corriente de aire vertical hacia abajo, lo que gracias a la diferencia de presiones sobre y bajo el ala genera succión y, por tanto, sustentación.

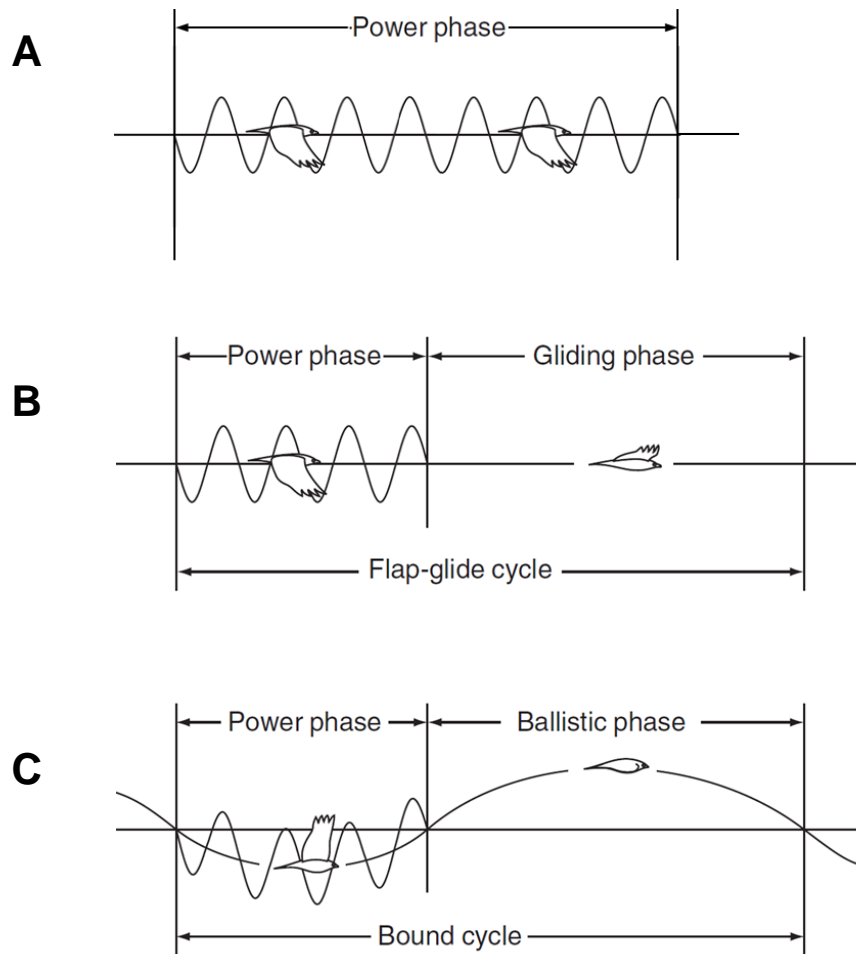


Figura 1.18. Patrones de aleteo en los tres tipos básicos de vuelo activo. **(A)** Vuelo con aleteo continuo -CF-. **(B)** Alternancia de fases de aleteo con fases de planeo -FG-. **(C)** Vuelo intermitente que alterna fases activas de aleteo con fases inactivas balísticas -FB-. Modificado de Pennycuik (2001).

Tipos de planeo

Hay aves que se han adaptado a planear durante periodos de tiempo muy prolongados, empleando el aleteo solo ocasionalmente (*soarers* - *S*), por lo que podríamos considerarlas como el extremo del modo de vuelo aleteo-planeo. Debido a que el aleteo es menos costoso para un ave pequeña (ver *Tamaño* en ap. 2.2), la adaptación al planeo se ha producido en aves de tamaño medio y grande. En el vuelo de planeo, la tracción que hace avanzar al cuerpo del ave procede del gasto de energía potencial, es decir, de la pérdida paulatina de altura debido al peso (ap. 2.1). Las aves que son predominantemente planeadoras aprovechan las corrientes ascendentes de aire para ganar altura, recuperando así la energía potencial. El planeo de las aves va a tener, por tanto, dos fases: una de planeo descendente (*gliding*) y otra de planeo ascendente

(*soaring*). El modo en que se recupera energía mediante esta fase ascendente permite diferenciar dos grupos dentro de las aves planeadoras: las planeadoras de corrientes térmicas (*thermal soaring* - *TS*) y las planeadoras dinámicas (*dynamic soaring* - *DS*).

Las primeras son aves que ganan altura aprovechando las corrientes de aire ascendente que se generan en diferentes partes del dominio terrestre. Estos flujos ascendentes pueden provenir del choque de una corriente de aire horizontal contra un relieve, como una colina o un acantilado, o bien de las corrientes térmicas producidas por el calentamiento de alguna zona del terreno (Fig. 1.19A). Las aves que planean de este modo presentan una baja carga alar y un tipo de ala de alta sustentación. Con ello logran una baja velocidad de descenso y una gran eficiencia para ganar altura por el empuje ascendente de la corriente. Este tipo de vuelo lo realizan fundamentalmente las rapaces diurnas (Accipitridae y Cathartidae) y las cigüeñas (Ciconiidae). Conviene mencionar, además, que las corrientes térmicas ascendentes se pueden dar también sobre el mar, donde son aprovechadas típicamente por las fragatas (Fregatidae) y pelícanos (Pelecanidae).

Por otro lado, existen aves marinas de planeo dinámico, las cuales presentan el morfotipo alar de alto alargamiento y una carga relativamente baja. Estas aves aprovechan el gradiente de velocidad del aire que se forma sobre la superficie marina como consecuencia de la fricción con el agua, en el que la velocidad aumenta acorde con la altura (Fig. 1.19B). De esta manera, dichas aves ganan altura enfrentándose contra el viento cerca de la superficie. Debido a su alargamiento y a su carga alar, el aumento progresivo de la velocidad del viento conforme el ave se eleva hace que aumente la sustentación y, con ello, que gane altura de forma rápida y eficiente. Para esto también se aprovechan los flujos ascendentes que produce el choque del aire con las olas. Cuando el vuelo de ascenso no puede seguir progresando, debido a la resistencia aerodinámica, el ave se gira orientándose en la dirección del viento e inicia la fase de descenso. Este es el tipo de vuelo que presentan los albatros, las pardelas y los petreles, que son los miembros de tamaño medio y grande del orden Procellariiformes. Igualmente, alcatraces (Sulidae), gaviotas (Laridae), págalos (Stercoriidae) y charranes (Sternidae) también pueden realizar facultativamente el planeo dinámico.

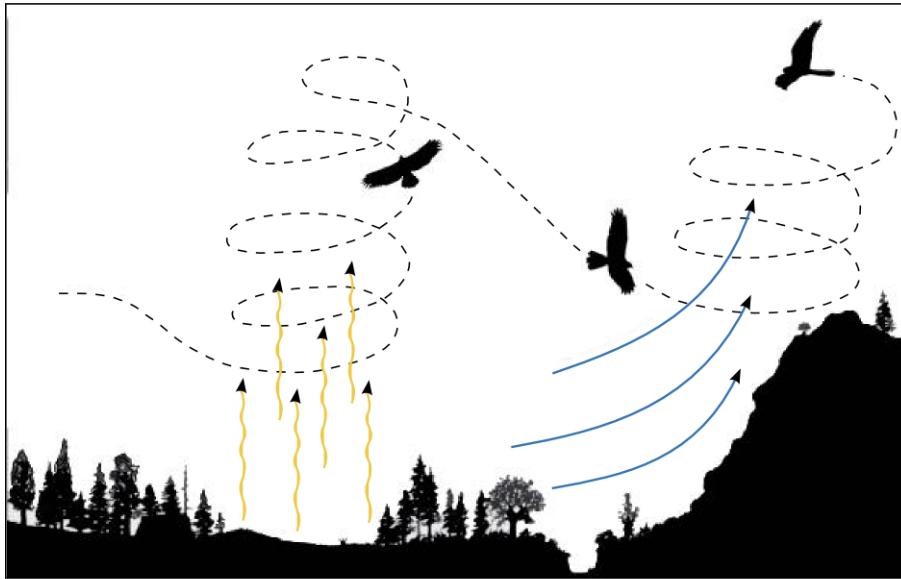
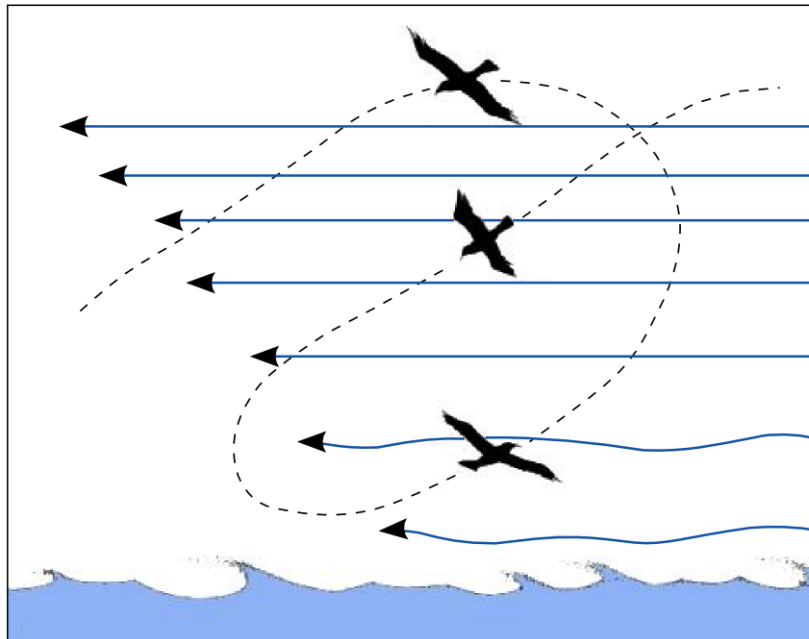
A**B**

Figura 1.19. Ganancia de altura de las aves planeadoras -S- en la fase ascendente. **(A)** Planeo en superficie continental sobre corrientes térmicas (flechas amarillas) y sobre las corrientes que chocan contra las colinas (flechas azules). **(B)** Planeo sobre la superficie marina aprovechando el gradiente ascendente de velocidad del viento. Imágenes obtenidas y modificadas de la web <http://www.paulnoll.com/Oregon/Birds/Avian-flight.html>.

3. Historia y filogenia de las Aves

El primer problema que se plantea cuando se lleva a cabo un modelo de reconstrucción genealógica es determinar cuál es el grupo ancestral del linaje que se está analizando. Dentro del contexto de la sistemática filogenética, esto se traduce en sugerir un grupo externo (*outgroup*) del taxón analizado, es decir, aquel con el que comparte un ancestro común más cercano. Históricamente se han propuesto varios grupos de animales como posibles ancestros de las aves.

Una de las principales críticas contra la teoría de Charles Darwin vino de la mano de Richard Owen, debido precisamente a la ausencia de formas de transición en un grupo con un *bauplan* tan derivado como las aves. No obstante, solo dos años después de la publicación de “El Origen de las Especies” se descubrió en Solnhofen (Alemania) un fósil de unos 150 Ma, *Archaeopteryx*, que mostraba rasgos intermedios entre las aves y los reptiles. Aun cuando el hallazgo proporcionó las evidencias del origen reptiliano de las aves, originó un nuevo debate en cuanto al grupo de reptiles del que se habían originado. En este punto, los estudios comparativos de K. Gegenbauer (1864) entre un pequeño dinosaurio terópodo (*Compsognathus*) y *Archaeopteryx*, unidos a los estudios de E.D. Cope (1864) entre otro terópodo del Jurásico (*Megalosaurus*) y un avestruz, llevaron a T.H. Huxley (1868) a concluir un origen teropodiano para las aves, apoyándose en la estructura del tobillo, la ligereza del cráneo y el alargamiento de las vértebras cervicales. En palabras del propio Huxley “*surely there is nothing very wild or illegitimate in the hypothesis that the phylum of the class Aves has its root in the Dinosaurian reptiles*”. Sin embargo, tales semejanzas se tacharon de caracteres convergentes, primero por H. Seelley (1869), quien propuso un origen aviano a partir de los pterosaurios, y luego por Heilmann (1926) en su libro “El Origen de las Aves”. Heilmann consideró a los terópodos como el grupo que compartía más similitudes con las aves, pero al no aparecer fúrculas en los fósiles que estudió, basándose en la ley de la irreversibilidad de Dollo, concluyó que las aves no podían proceder de estos dinosaurios, por lo que el ancestro “menos comprometido” sería un arcosaurio basal del Triásico. Debido a la seriedad de su trabajo, la idea de Heilmann fue muy aceptada durante más de 40 años, hasta que J. Ostrom (1969) describió a un nuevo terópodo del Cretácico, *Deinonychus*. El estudio de nuevos fósiles y la reinterpretación de otros ya conocidos durante la década de los 70 llevó a Ostrom a

recuperar la hipótesis de Huxley, apoyada en el reconocimiento de nuevas sinapomorfías, como el hueso semilunar de la muñeca y la estructura metacarpal y falangeal de la mano (Ostrom 1976). Posteriormente, gracias a los numerosos descubrimientos de fósiles y a la importante mejora de las técnicas de análisis, se han desarrollado toda una serie de estudios cladísticos que apoyan fuertemente el que las aves y los terópodos conforman un taxón monofilético (vg., Padian 1982, Gauthier 1986, Holtz 1994, Novas 1996, Forster *et al.* 1998, Sereno 1999, Chiappe 2001, 2002, Clark *et al.* 2002, Turner *et al.* 2012). Aunque han aparecido algunas hipótesis que apoyan un origen alternativo para las aves (vg., Martin 1991, Tarsitano 1991, Feduccia 1996), se han criticado por basarse en interpretaciones incorrectas de simplesiomorfías y convergencias (Padian y Chiappe 1998, Witmer 2002, Chiappe 2007). Por tanto, el origen de las aves dentro de los terópodos manirraptores es hoy día aceptado casi universalmente, no solo por las semejanzas esqueléticas observadas en los análisis cladísticos, sino también por la estructura de los huevos (Grellet-Tinner *et al.* 2006), los patrones de comportamiento (Norell *et al.* 1995), las estructuras tegumentarias (Currie y Chen 2001), la histología ósea (Ericksson 2005, Schweitzer 2005) y los datos genómicos (Organ *et al.* 2007). La figura 1.20 muestra el emplazamiento más consensuado de las aves dentro de los arcosaurios.

Dentro de los dinosaurios terópodos, las aves se encuadran en el grupo monofilético Paraves, que se agrupa junto con Oviraptosauria, Therizinosauria y Alvarezsauroidea dentro del taxón Maniraptora. En términos cladísticos, Paraves es el grupo que comprende al antecesor más próximo a un gorrión y a *Deinonychus*, por ejemplo, así como a todos sus descendientes. Paraves se divide en dos clados hermanos, Aves y Deinonychosauria. Este último se compone de otros dos taxones monofiléticos, Troodontidae y Dromaeosauridae. La gran mayoría de estos últimos eran formas bípedas corredoras, pero también aparecen en el registro fósil formas potencialmente voladoras con cuatro alas, como el troodóntido de 155 Ma *Anchiornis huxleyi* (Hu *et al.* 2009) y el dromeosaurio de 125 Ma *Microraptor gui* (Xu *et al.* 2003). Una profunda revisión sistemática de Maniraptora, además de un análisis cladístico con una muestra fósil muy amplia de Deinonychosauria, se puede encontrar en Turner *et al.* (2012).

La clasificación de las aves que se va a discutir a continuación hace énfasis en los rasgos del esqueleto poscraneal y, sobre todo, en aquellos del aparato volador que resultan relevantes para el vuelo. Sin embargo, conviene mencionar que los taxones descritos, obtenidos desde los análisis cladísticos ya citados, muestran también otras

diferencias craneales y poscraneales, que no se tratan aquí por quedar fuera de los objetivos de esta tesis.

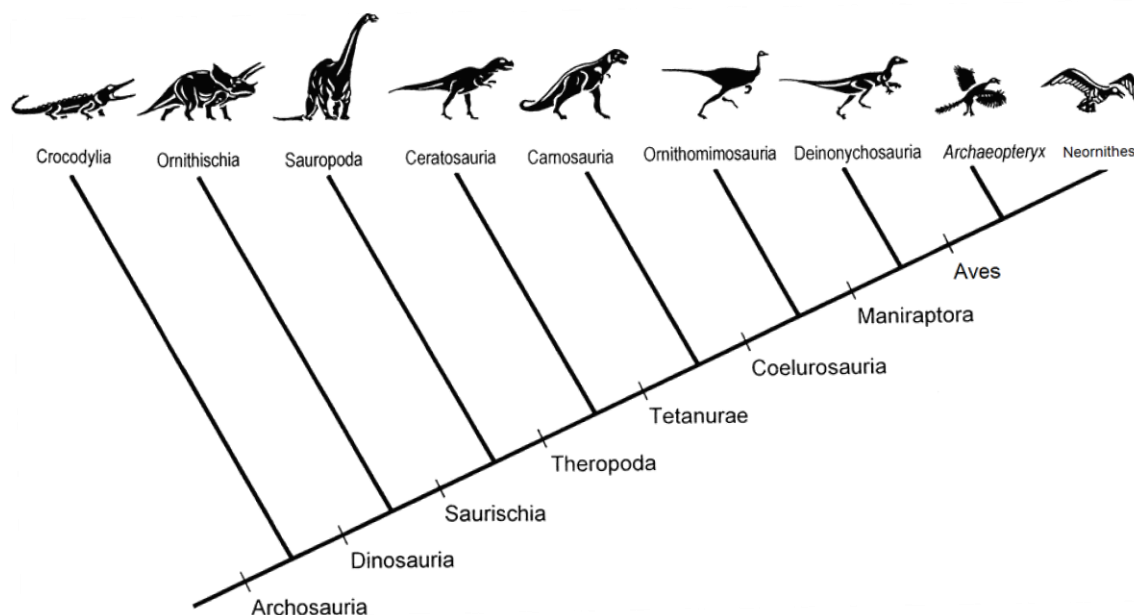


Figura 1.20. Relaciones filogenéticas entre los principales grupos de dinosaurios, incluidas las aves modernas. Figura tomada de Weishampel *et al.* (2004). Nótese que en esta figura solo presentan plumas los representantes de Aves, cuando hoy en día se conoce que las plumas aparecen ya en la base de Tetanurae (ver Ortega *et al.* 2010).

Aves (Linnaeus 1758)

Actualmente existe el consenso mayoritario de considerar al taxón Aves como un grupo monofilético formado por el ancestro más próximo a *Archaeopteryx* y todas las aves vivientes, así como a la totalidad de sus linajes descendientes ya extintos. En principio, algunos autores defendieron que la topología general del cladograma mostraba una dicotomía basal, formada por los grupos hermanos Sauriurae y Ornithurae (Martin 1991, Hou *et al.* 1996, Kurochkin 1996), donde el primero agruparía a *Archaeopteryx* y las enantiornitas (grupo extinto que veremos más adelante), mientras que el segundo comprendería a las neornitas (aves modernas) junto a dos grupos de fósiles dentados del Cretácico superior. Sin embargo, los rasgos que permitían agrupar a Sauriurae fueron reevaluados como simplesiomorfías (Sanz *et al.* 1995). Por otra parte, existe una topología alternativa que muestra una filogenia aviana en la que hay una serie de grupos hermanos que, desde *Archaeopteryx*, se acercan a la condición de las aves modernas (Fig. 1.21; v.g. Sanz *et al.* 1996, Chiappe 2001, 2002, Chiappe y Dyke 2002, Sanz 2002,

Clarke *et al.* 2006, Zhou *et al.* 2008, O'Connor *et al.* 2009, 2010, 2011). Esta hipótesis filogenética es hoy día la más aceptada.

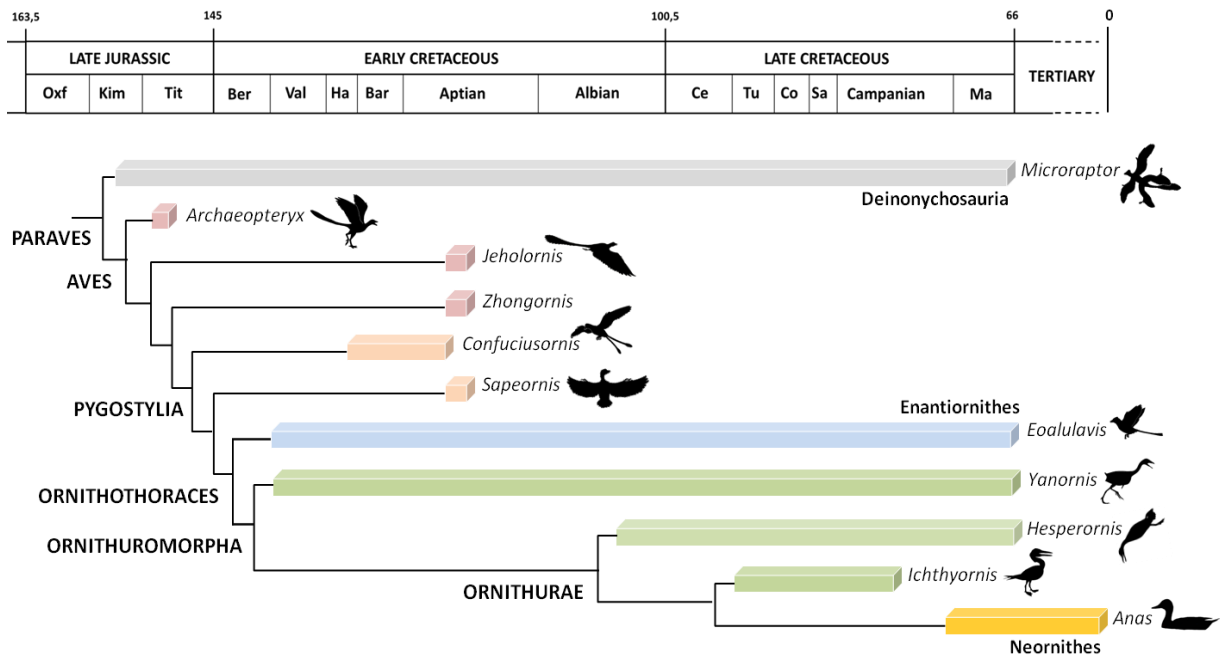


Figura 1.21. Filogenia de los principales taxones del clado Aves. Relaciones de parentesco obtenidas desde el análisis cladístico de O'Connor *et al.* (2013), añadiendo a *Zhongornis* como grupo hermano de *Pigostylia* (Gao *et al.* 2008). Las barras indican el intervalo entre el primer y el último fósil del taxón. La edad de las divergencias se muestra según una interpretación literal del registro, siguiendo a Brocklehurst *et al.* (2012).

Archaeopteryx y otras aves de cola larga osificada

Con unos 150 Ma de antigüedad, *Archaeopteryx* constituye el registro más antiguo, así como el miembro más basal, del clado Aves. Se conoce a partir de 10 especímenes aislados, todos ellos encontrados en las calizas litográficas de Solnhofen. La diferencia de tamaño entre los especímenes (desde un arrendajo a una gaviota pequeña) se ha interpretado por algunos autores como una serie de crecimiento dentro de la misma especie, *Archaeopteryx lithographica* (Houck *et al.* 1990, Chiappe 2007, Erickson *et al.* 2009), mientras que otros la consideran indicativa de la presencia de más de una especie, destacando el ejemplar de Solnhofen (nombrado dudosamente como *Wellnhoferia grandis*), que es notablemente mayor que los demás (Elzanowski 2001, 2002-cap6, Mayr *et al.* 2007, Wellnhofer 2008), y el de Eichstätt, que es el más pequeño (Howgate 1984). El taxón *Archaeopterigidae* (Huxley 1871), que abarca a todos los especímenes (independientemente de si se trata de una o más especies),

muestra la condición anatómica basal en Aves, con muchos rasgos similares a los otros grupos de Paraves y Maniraptores. Esa condición se refleja tanto en la estructura craneomandibular como en la anatomía del esqueleto poscraneal (Fig. 1.22A-C; ver Elzanowski 2002, Chiappe 2007). *Archaeopteryx* presenta una columna vertebral larga, formada por vértebras anficélicas (no heterocélicas), un sinsacro corto y unas vértebras caudales sin fusionar, que forman una cola larga con plumas. Estructuralmente resulta en un tronco poco rígido en comparación con el de las aves actuales. La cintura torácica también muestra rasgos plesiomórficos, como un coracoides corto que permanece fusionado a la escápula en ángulo recto, la ausencia del canal trióseo por donde pasa el músculo supracoracoideo, la ausencia de un esternón osificado y la presencia de una fúrcula abierta en forma de “boomerang” sin hipocleidio. Sin embargo, la fosa glenoidea presenta ya una orientación intermedia entre los dromeosaurios y las neornitas, lo que le permitiría a *Archaeopteryx* una amplitud de movimiento del brazo mayor que sus parientes no avianos (Jenkins 1993). La extremidad anterior, pese a ser relativamente más larga que la de los maniraptores no avianos, sigue mostrando la condición primitiva, con un brazo más largo que el antebrazo y más corto que la mano. Además, la mano presenta el carpal semilunar y los metacarpales sin fusionar, con dedos relativamente largos y con garras. En contraste con la estructura esquelética, el plumaje de las alas es el rasgo derivado más significativo de *Archaeopteryx*: las plumas muestran el raquis y dos vexilos asimétricos, compuestos de cientos de barbas paralelas, y se disponen en el ala de la misma manera que en las aves modernas, presentando en este caso 11-12 primarias y 12-14 secundarias (Wellnhofer 2008). Aun así, *Archaeopteryx* tiene aún algunos rasgos primitivos respecto a las neornitas, como la ausencia de plumas alulares o un número relativamente alto de primarias, que se insertan en el metacarpal mayor. La cintura pélvica también muestra rasgos similares con los maniraptores corredores, como la pelvis sin fusionar y el pubis orientado verticalmente, con un proceso terminal en forma de bota. Los miembros posteriores son largos y los huesos que forman el tibiotarso y el tarsometatarso no están completamente fusionados. El dedo I pedal se orienta parcialmente opuesto a los demás, lo que es un rasgo derivado. El estilo de vida de *Archaeopteryx* ha sido y continúa siendo uno de los objetos de debate más polémicos entre los paleontólogos. Así, los análisis sobre la morfología de sus garras pedales y manuales parecen indicar hábitos arborícolas (Yalden 1985, Feduccia 1993), pero el resto del esqueleto sugiere hábitos corredores, por su semejanza con sus ancestros maniraptores. Sin embargo, otros estudios han

concluido que la morfología de las garras manuales y pedales no indican hábitos arborícolas ni corredores, sino intermedios (Peter y Görgner 1992, Hopson 2001). En cuanto a su capacidad de vuelo, algunos autores defendieron que *Archaeopteryx* era incapaz de un vuelo activo (v.g. Bock 1986, Ruben 1991, Senter 2006). En cambio, para otros autores sus rasgos anatómicos parecen indicar que si era capaz de mantener un vuelo propulsado, aunque con bastantes limitaciones en comparación con las neognatas (Elzanowski 2002, Chiappe 2007, Wellnhofer 2008). Recientemente se ha indicado que el raquis de las plumas es muy delgado, lo que se ha interpretado como un impedimento para llevar a cabo un vuelo aleteado (Nudds y Dyke 2010, Wang *et al.* 2012). Aunque esta hipótesis ha sido rebatida por otros autores (vg., Paul 2010, Zheng *et al.* 2010).

En depósitos más recientes se han recuperado otros fósiles avianos, que presentan una cola osificada larga. Excepto el espécimen de *Rahonavis* de 75 Ma, hallado en Madagascar (Forster *et al.* 1998), el resto de aves “colilargas” provienen de yacimientos de la agrupación Jehol del Cretácico inferior de China. Los especímenes de *Jeholornis* (~120 Ma) presentan algunas características esqueléticas derivadas (Fig. 1.22D, E) respecto a *Archaeopteryx* (Zhou y Zhang 2002a, 2003). Por ejemplo, el coracoides es más largo y no está fusionado a la escápula, mostrando una cavidad glenoidea que se orienta más dorsalmente que en el caso de *Archaeopteryx*, lo que le permitiría mayor amplitud de movimiento en el ciclo de batido del ala. También se observa que su extremidad anterior es relativamente más larga que la posterior. Sin embargo, la cola de *Jeholornis* es más larga que la de *Archaeopteryx*, al tener un mayor número de vértebras (27), lo que podría indicar una condición más plesiomórfica. Otros fósiles de “colilargos”, como *Shenzhouraptor* (Qiang *et al.* 2002a) y *Jixiangornis* (Qiang *et al.* 2002b), se han considerado como juveniles de *Jeholornis* (Zhou y Zhang 2006). El contenido estomacal de *Jeholornis* indica que se alimentaba de semillas (Zhou y Zhang 2002) y su estructura pedal parece indicar que tenía un hábito de vida corredor (O'Connor 2011; *contra* Zhou y Zhang 2004).

Aves de cola corta: Pigostylia (Chiappe 1997)

La presencia de una cola reducida, con las últimas vértebras caudales fusionadas en un pigostilo, es el rasgo apomórfico que agrupa al taxón monofilético Pigostylia. La reducción de la cola, desde las formas más primitivas, está ligada al refinamiento de los mecanismos de vuelo en aves más derivadas (ver_Gatesy 1996). Sin embargo, hasta hace poco tiempo no se conocía nada de la transición desde una cola larga osificada

hasta una corta con un pigostilo plenamente formado, ya que no se habían hallado formas intermedias (Chiappe 2007). El descubrimiento reciente de *Zhongornis* (Fig. 1.22F), de unos 125 Ma, emplazado filogenéticamente como grupo hermano de todos los Pigostylia, constituye la única forma intermedia conocida (Gao *et al.* 2008). La cola de este género, con 13-14 vértebras caudales que no terminan en un pigostilo, es corta en comparación con las de las aves “colilargas” anteriormente discutidas. Esto parece indicar que la reducción de la cola se produjo disminuyendo el número de vértebras y no su tamaño (O’Connor 2011).

Dentro de Pigostylia hay tres taxones bien establecidos: Confuciusornithidae, Sapeornithidae y Ornithothoraces. Los ornitotoracinos son los más derivados y forman un grupo monofilético con los sapeornítidos, siendo los confuciusornítidos los más basales de Pigostylia (Gao *et al.* 2008, O’Connor *et al.* 2009, 2013).

Confuciusornithidae (Hou *et al.* 1995)

Este grupo constituye el taxón de aves extintas mejor representado en el registro fósil, gracias a los cientos de ejemplares que se conocen de la especie *Confuciusornis sanctus* (Fig. 1.22G, H) de la formación de Yixian (~125 Ma), aunque también aparecen otras especies similares, como *C. dui* y *Changchengornis hengdaoziensis* (Chiappe *et al.* 1999). Su abundancia ha permitido incluso llevar a cabo estudios de patrones intraespecíficos, los cuales han generado un debate intenso (Chiappe *et al.* 2008, Peters y Peters 2009, Chiappe *et al.* 2010, Marugán-Lobón *et al.* 2011, Chinsamy *et al.* 2013). Confuciusornithidae presenta un rasgo típico del grupo, la presencia de una cresta deltopectoral muy desarrollada (dorsal y distalmente), perforada por un foramen craneocaudal ovalado (Chiappe *et al.* 1999). No obstante, el miembro más antiguo del taxón, *Eoconfuciusornis* (~131 Ma), carece de dicho foramen (Zhang *et al.* 2008).

Comparados con las aves de cola larga más basales, los confuciusornítidos retienen varios rasgos primitivos, como la forma de la fúrcula, la fusión del coracoides y la escápula, o las proporciones de los elementos de la extremidad anterior (la mano es el elemento más largo y el antebrazo el más corto). Además, mantienen una estructura del hombro primitiva, similar a la de *Archaeopteryx*, con la escápula y el coracoides fusionados formando un ángulo recto, así como una cavidad glenoidea orientada lateralmente (Chiappe *et al.* 1999). Pese a ello, aparecen también transformaciones relevantes en el aparato volador, como la fusión parcial de los huesos de la muñeca y un mayor desarrollo del esternón. Estas transformaciones se acompañan de otros cambios

que ayudan a la integridad estructural del tronco, de la pelvis y de los miembros traseros, como la presencia de vértebras heterocélicas en el cuello, un mayor desarrollo del sinsacro, la completa fusión de los elementos del tibiatarso y del tarsometatarso, o la presencia de pigostilo. Presumiblemente, todos estos cambios jugaron un papel aerodinámico relevante en estas aves y también mejoraron su capacidad de aterrizaje (Chiappe 2007). Además, los confuciusornítidos presentan unas plumas primarias relativamente largas en comparación a las demás aves basales (Chiappe *et al.* 1999, Nudds *et al.* 2011). Conviene añadir que, al igual que *Archaeopteryx*, estudios recientes sobre el grosor del raquis de *Confuciusornis* han llevado a sus autores a inferirle una pobre capacidad de vuelo (Nudds y Dyke 2010, Wang *et al.* 2012), aunque esta inferencia ha sido rebatida por otros autores (vg., Paul 2010, Zheng *et al.* 2010).

Sapeornithidae (Zhou y Zhang 2006)

Los sapeornítidos son otro grupo basal de Pigostylia, procedente también de la agrupación Jehol. La especie mejor conocida es *Sapeornis chaoyangensis* (Fig. 1.22I, J), cuyo registro más antiguo es de unos 125 Ma (Zhou y Zhang 2002, 2003, Gao *et al.* 2012). También se han descrito otras especies, como *S. angustis* (Provini *et al.* 2009) y *Didactylornis jii* (Yuan 2008), aunque no se descarta que pertenezcan a la misma serie ontogenética que el primero (O'Connor *et al.* 2011).

Los sapeornítidos se encuentran en un estadio evolutivo similar a *Confuciusornis*, pues de hecho comparten muchos rasgos craneales (aunque *Sapeornis* conserva algunos elementos de la dentición), vertebrales, de la pelvis y del miembro posterior. No obstante, *Sapeornis* presenta un cuello más largo y un pigostilo más corto. En cuanto al aparato volador, los sapeornítidos presentan un mosaico de caracteres, en algunos casos más primitivos y en otros más derivados, respecto a los confuciusornítidos. Por ejemplo, a nivel de la cintura pectoral, la articulación escápula-coracoides es móvil y la fúrcula presenta un hipocleido, lo que evidencia una condición más apomórfica. Sin embargo, el coracoides es más corto y ancho, careciendo de un esternón osificado, condición plesiomórfica que los asemeja más a la configuración de *Archaeopteryx* (Zheng *et al.* 2014). Un rasgo derivado que aparece muy marcado en *Sapeornis* es sus miembros anteriores relativamente largos, donde el antebrazo es el elemento más desarrollado, mientras que el húmero y la mano son de dimensiones similares. Al igual que los confuciusornítidos, los sapeornítidos presentan un foramen

que atraviesa la cresta deltopectoral, aunque en este caso el desarrollo de la cresta es únicamente longitudinal.

Su gran envergadura, su pigostilo corto y la reducción de sus dedos más periféricos indican una alta eficiencia aerodinámica. Sin embargo, esto contrasta con la ausencia de esternón y la estructura del coracoides, donde probablemente se insertaría la musculatura de vuelo. Este patrón en mosaico parece indicar que *Sapeornis* tenía una forma de volar difícilmente comparable con la de sus parientes modernos (Chiappe 2007).

Ornithothoraces (Chiappe 1996)

La reducción de la cola desde la condición basal de los terópodos vino acompañada de una disminución de la musculatura caudofemoral, lo que indica un desacoplamiento del módulo caudal respecto a las extremidades posteriores (Gatesy 1990). El refinamiento del vuelo en las aves más derivadas muestra una tendencia al acoplamiento entre la cola y el módulo alar (Gatesy y Dial 1996). En este contexto funcional, las transformaciones anatómicas sufridas por los miembros más basales de *Ornithothoraces* les otorgaron un diseño corporal muy cercano al de las aves modernas y, por tanto, posiblemente una capacidad de vuelo muy similar.

Observando los caracteres morfológicos empleados en el análisis cladístico de O'Connor *et al.* (2011), se pone de manifiesto la adquisición por parte de las aves ornitotoracinas de toda una serie de rasgos importantes en el aparato volador. Por ejemplo, el tronco se acorta, aumentando su resistencia gracias a la reducción del número de vértebras torácicas y el aumento del número de vértebras fusionadas en el sinsacro. En la cintura torácica, la fúrcula es más cerrada (ángulo interclavicular $<70^\circ$) y presenta hipocleido, lo que permitiría su apoyo mecánico durante el batido alar (ver Goslow *et al.* 1990, Hui y Ellers 1999; contra Bailey y DeMont 1991). Además presentan el canal trióseo que canaliza al músculo supracoracoideo permitiendo su acción elevadora del ala (Chiappe 2007, Baier 2007). La articulación del hombro adquiere una configuración prácticamente moderna, en la que la escápula y el coracoides forman un ángulo agudo (la unión se produce bajo el proceso acrocoracoideo) y la cabeza del húmero presenta el tubérculo ventral, la *incisura capitis* y el surco transverso. La mano también adquiere una configuración casi moderna, en la que la fusión del carpal semilunar y los tres metacarpos da lugar a un verdadero carpometacarpo. Además, el dedo I se reduce en tamaño, pero sobre él se desarrolla el

álula, cuyos beneficios aerodinámicos ya se han mencionado (ver sección 2.2). Finalmente, el dedo menor pierde su garra.

La filogenia de Ornithothoraces muestra una dicotomía basal, que separa dos grupos monofiléticos: Enantiornithes y Ornithuromorpha (v.g. Clarke *et al.* 2006, Zhou *et al.* 2008, O'Connor *et al.* 2009, 2010, 2011, Hu *et al.* 2012).

Enantiornithes (Walker 1981)

El registro de las enantiornitas es el más abundante, en términos taxonómicos, entre las aves basales. Los fósiles abarcan casi todo el período Cretácico, pero son más abundantes en Cretácico inferior. Sus restos se han hallado en todos los continentes, excepto la Antártida (aunque sí en zonas polares; Close *et al.* 2009), y en todo tipo de ambientes costeros y continentales (O'Connor, 2011). Su amplio espectro ambiental y geográfico parece indicar que este grupo representa una primera radiación adaptativa del linaje aviano. El taxón más antiguo parece ser *Noguerornis*, cuyo registro en el yacimiento de “El Montsec” (Lérida, España) se ha datado por algunos autores en unos 140 Ma (Brenner *et al.* 1974, Barale 1995), aunque estudios más recientes dan estimaciones en torno a 130 Ma (Martín-Closas y López-Morón 1995). Esta última datación es similar a la edad estimada para las enantiornitas más antiguas de China: *Protopteryx* (Fig. 1.23A; Zhang y Zhou 2000) y *Shenqiornis* (Wang *et al.* 2010). El registro de Enantiornithes termina, al igual que el del resto de dinosaurios no avianos, a finales del Cretácico (Brett-Surmann y Paul 1985). La mayoría son de pequeño tamaño (tipo passeriforme), pero aparecen formas notablemente más grandes, como *Neuquenornis* (Chiappe y Calvo 1994) y *Pengornis* (Zhou, Clarke y Zhang 2008).

Como se ha indicado previamente, según el análisis cladístico de O'Connor *et al.* (2011) las enantiornitas muestran rasgos morfológicos indicativos de estar más emparentadas con las aves modernas que otros miembros basales de Pigostylia. Tales rasgos derivados, compartidos por Ornithothoraces, indican que su capacidad de vuelo sería similar. Además, las enantiornitas muestran algunos caracteres autapomórficos en el aparato volador, como la fúrcula en forma de V ó Y, con un hipocleidio generalmente muy desarrollado y las clavículas lateralmente cóncavas. Igualmente, el húmero presenta la cabeza cóncava en su región central y los cóndilos distales poco definidos, orientándose el cóndilo dorsal transversalmente al eje de la diáfisis (Fig. 1.23B). Por su parte, la mano muestra que el metacarpo menor se proyecta distalmente más allá del mayor. Finalmente, el trocánter posterior del fémur aparece hipertrofiado.

La clasificación filogenética dentro del taxón es bastante controvertida, variando según los diferentes análisis y/o mostrando numerosas politomías (vg., Chiappe *et al.* 2007, Cau y Arduini 2008, Zhou *et al.* 2008, Hu *et al.* 2011, O'Connor *et al.* 2011, 2013), aunque los trabajos más recientes parecen coincidir en que *Protopteryx* ocuparía una posición basal.

Uno de los hallazgos paleornitológicos más relevantes en cuanto a la capacidad de vuelo de las aves mesozoicas se produjo en el yacimiento de Las Hoyas (Cuenca, España). El fósil de una pequeña enantiornita de unos 127 Ma, *Eoalulavis hoyasi*, presenta un penacho de plumas en el dedo I, lo que constituyó el primer registro de álula en un ave no moderna (Fig. 1.23C, D). Esta estructura sugiere que las enantiornitas tenían ya una alta capacidad de maniobra en vuelo lento (Sanz *et al.* 1996). El descubrimiento posterior de *Protopteryx* (Zhang y Zhou 2000), que también conserva el álula, adelanta en el tiempo la aparición de esta estructura unos tres Ma y la convierte en un carácter sinapomórfico para todas las aves ornitotoracinas.

Ornithuromorpha (Chiappe 2002)

Los ornituromorfos son el taxón de Ornithothoraces que incluye al grupo de las aves modernas, y su registro es conocido desde el Cretácico inferior. El fósil más antiguo procede de un yacimiento de unos 130 M.a. en Mongolia, el género *Ambiortus* (Kurochkin 1985). La antigüedad del taxón coincide entonces con la de su grupo hermano Enantiornithes. Al igual que estos, los ornituromorfos también tuvieron una amplia distribución geográfica ocupando gran variedad de nichos ecológicos, lo que ha sido inferido desde sus especializaciones morfológicas (v.g. Hai-Lu *et al.* 2006, Hinic-Frlog 2010, O'Connor *et al.* 2010).

Su registro fósil nos indica que los primeros ornituromorfos desarrollaron una serie de rasgos modernos que permiten diferenciarlos de sus parientes más cercanos, las enantiornitas (O'Connor *et al.* 2011). En el tronco, aumentaron el número de vértebras sacras soldadas al sinsacro, los elementos pélvicos a nivel del acetábulo se fusionaron completamente y el pigostilo se redujo. El esternón presenta una quilla bien desarrollada y la fúrcula es en forma de U. En el hombro, el coracoides desarrolló el proceso procoracoideo (por el que pasa el tendón supracoracoideo) y el proceso lateral (lo que permite aumentar la superficie de unión con el esternón), mientras que la escápula tomó una forma curvada y distalmente apuntada. Además, la cabeza del húmero adquirió ya su forma moderna, globosa y convexa craniocaudalmente (Fig. 1.23E).

La posición filogenética de los taxones basales del grupo también varía según los diferentes estudios (v.g. Clarke y Norell 2002, Clarke *et al.* 2006, Zhou y Zhang 2006, 2010, O'Connor *et al.* 2010, 2011, 2013), aunque está mejor resuelta que en el caso de las enantiornitas. En todo caso, estos análisis coinciden en varios aspectos, como que los taxones más basales son *Patagopteryx*, *Vorona* y/o *Archaeorhynchus* (Fig. 1.23E). También coinciden en que entre estos ornituromorfos basales y Ornithurae, el grupo que contiene a las aves modernas (Neornithes), se diferencian dos taxones monofiléticos bien definidos (Hongshanornithidae y Yanornithidae). Por último, los Ichthyornitiformes son el grupo hermano de las neornitas dentro de Ornithurae.

De especial relevancia aerodinámica resultó el hallazgo de *Apsaravis* en un yacimiento del Cretácico superior (~70 Ma) de Mongolia (Fig. 1.23F, G). Este fósil presenta un proceso extensor totalmente desarrollado sobre el metacarpo alular, donde se insertan el tendón propatagial y el músculo extensor metacarpo radial en las aves modernas (ver sección 1.2). Ello implicaría que *Apsaravis* tendría la capacidad de extender la mano y la región distal del ala automáticamente, durante el movimiento de depresión alar, obteniendo una importante ventaja mecánica (Clake y Norell 2002, Chiappe 2007).

Figura 1.22 (página siguiente). (A) Ejemplar de *Archaeopteryx* de Solnhofen, BMMS 500. (B) Ejemplar de *Archaeopteryx* de Berlín, HMN 1880/1881. (C) Ejemplar de *Archaeopteryx* "Chicken wing", en colección privada. (D) Especimen V13353 de *Jeholornis prima*. (E) Detalle del miembro anterior derecho del espécimen V13274 de *J. prima*. (F) Especimen D2456 de *Zhongornis haoae*. (G) *Confuciusornis sanctus* V11372. (H) Detalle del miembro anterior derecho del espécimen MCFO-0374 de *C. sanctus*. (I) *Sapeornis chaoyangensis* V13396. (J) Detalle del miembro anterior izquierdo del espécimen V13276 de *S. chaoyangensis*. Imágenes A, B y C tomadas de Wellnhofer (2008). Imagen F tomada de Gao *et al.* (2008). Imágenes restantes tomadas por el autor (F.J. Serrano). Las barras de escala equivalen a 5 cm.

1. INTRODUCCIÓN



Figura 1.23 (página siguiente). (A) *Protopteryx fengningensis* V11665. (B) *Concornis lacustris* LH-2814. (C) *Eoalulavis hoyasi* LH-13500. (D) Detalle de la mano y el álula de *E. hoyasi* visto con luz UV. (E) *Archaeorhynchus spathula* V14287. (F) *Apsaravis ukhaana* IGM 100/1017. (G) Detalle de la parte proximal del carpometacarpo de *A. ukhaana* mostrando un proceso extensor desarrollado. (H) *Gansus yumenensis* CAGS-04CM004. Imágenes F y G publicadas en Clarke y Norell (2002). Imagen D tomada por G.F. Kurtz. Imágenes restantes tomadas por el autor (F.J. Serrano). Las barras de escala equivalen a 5 cm.

1. INTRODUCCIÓN



Neornithes

Diversos autores han analizado las relaciones filogenéticas dentro del clado integrado por las aves actuales basándose en caracteres morfológicos (vg., Cracraft 1986, McKittrick 1991, Mayr y Clarke 2003, Mayr 2008, Livezey y Zusi 2001, 2007) y en secuencias moleculares (vg., Sibley y Ahlquist 1990, Van Tuinen *et al.* 2000, Ericson *et al.* 2006, Hackett *et al.* 2008). Las relaciones propuestas para los taxones, principalmente a nivel de órdenes, varían según los diferentes análisis. Sin embargo, parece haber consenso sobre la relación de los grupos basales dentro de Neornithes (Fig. 1.24). Así, las aves modernas presentan una dicotomía basal, que separa a los clados Paleognathae y Neognathae. Las paleognatas engloban a los tinamúes americanos y a las ratites no voladoras (vg., avestruz, casuario, kiwi, etc). Las neognatas abarcan a todas las demás aves modernas, presentando dos taxones monofiléticos bien definidos: Galloanserae y Neoaves. El primero agrupa a las gallináceas (Galliformes) con los patos y gansos (Anseriformes), mientras que el segundo comprende las restantes, entre las que se encuadran la mayoría de las aves actuales.

El origen de Neornithes se puede situar en el Cretácico superior, según se infiere de numerosos hallazgos de huesos aislados y fragmentados que podrían pertenecer a linajes modernos (vg., Brodkorb 1963, Kurochkin 1985, Tokaryk y James 1989, Nesson 1992, Olson 1992, Elzanowski y Brett-Surman 1995, Noriega y Tambussi 1995, Stidham 1998, Hope 1999, 2002, Kurochkin *et al.* 2002). Pero la prueba más consistente procede de *Vegavis*, un fósil de la Antártida de unos 67 Ma, que se encuentra lo bastante completo para considerarlo inequívocamente como una neornita (Clarke *et al.* 2005). El análisis cladístico de *Vegavis* lo incluye dentro de los Anseriformes, como grupo hermano de los patos modernos (Anatidae). Este parentesco implica, además, la existencia de al menos otros tres linajes modernos hacia el final del Cretácico: los Galliformes (grupo hermano de Anseriformes), las Neoaves (grupo hermano de Galloanserae) y Paleognathae (taxón hermano de Neognathae). Tales linajes sobrevivirían a la gran gran extinción finicretácica (~66 Ma), que supuso la desaparición del resto de las aves y de los dinosaurios no avianos, junto a otros muchos grupos de organismos, lo que liberó numerosos nichos ecológicos, permitiendo la radiación adaptativa de las neornitas a comienzos del Terciario (Lindow 2011).

La estimaciones de fechas de divergencia obtenidas a partir de relojes moleculares para los grupos basales de neornitas son significativamente mayores que las que indica el registro fósil, situando la radiación adaptativa en el Cretácico (vg., Hedges

et al. 1996, Cooper y Penny 1997, Paton *et al.* 2002). Esto implicaría que la radiación de las neornitas se produjo durante este período y que, por tanto, gran parte de los linajes actuales habrían sobrepasado el límite K/T. No obstante, Ericson *et al.* (2006), concluyen dataciones congruentes con el registro fósil aunque una reevaluación de sus datos sugiere una amplia diversificación anterior al límite K/T (Brown *et al.* 2007). Por tanto, la incongruencia entre las dataciones inferidas a partir del registro fósil y las obtenidas mediante los estudios moleculares parece indicar que actualmente no hay ningún reloj molecular que funcione bien para estudiar las divergencias entre las aves (Mayr 2009). Recientemente, Lee *et al.* (2014) revisan profundamente este tema y establecen el origen de las neornitas hacia la mitad del Cretácico, basándose en un “reloj morfológico”.

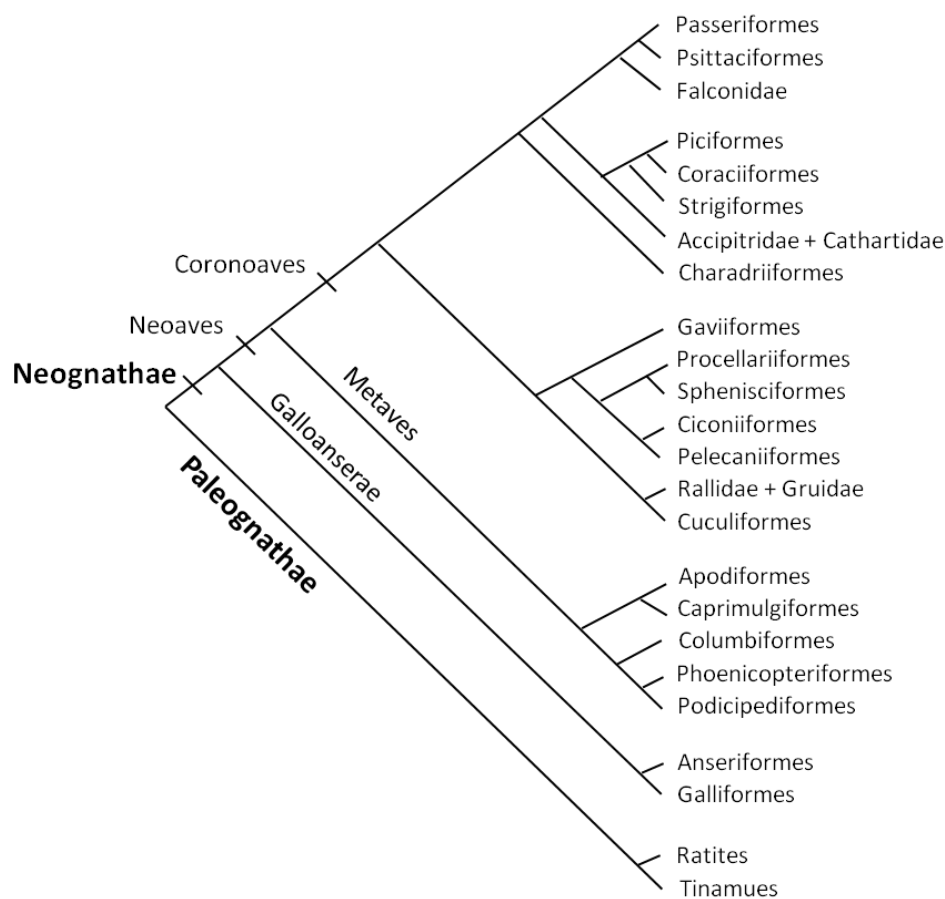


Figura 1.24. Filogenia de los principales taxones de Neornithes. Relaciones de parentesco basadas en Ericson *et al.* (2006) y Hackett *et al.* (2008).

Objetivos generales del estudio y planteamiento de hipótesis

Los objetivos generales que se pretenden abordar en esta Tesis Doctoral son los siguientes:

1. El primero es obtener unas retrodicciones lo más adecuadas y precisas posible sobre la masa corporal de los especímenes de aves basales del Mesozoico (Capítulo 3). Es necesario resaltar que las estimaciones de masa corporal de aves basales que se barajan hasta la fecha tienen una serie de inconvenientes que no se suelen tener en cuenta. Tales estimaciones deben ser robustas frente a una serie de factores de distinta naturaleza, que pueden representar fuentes de error potenciales, como por ejemplo las limitaciones estadísticas de la muestra y las variables analizadas, las restricciones morfológicas que derivan del legado filogenético, las divergencias y convergencias morfológicas de naturaleza adaptativa, o la alteración diagenética, que puede afectar a las dimensiones relativas de los huesos fósiles como consecuencia de su compactación.

Disponer de estimaciones fiables sobre la masa corporal permitirá estudiar la evolución de este carácter a lo largo del linaje aviano. Para ello, al final del tercer capítulo se contrastará la hipótesis sobre la existencia o no de un cambio direccional en el seno del clado y, en caso afirmativo, sobre si dicho cambio muestra una tendencia a aumentar o reducir el tamaño corporal. De esta manera, la hipótesis se puede reformular en los siguientes términos: durante la evolución de las aves basales mesozoicas tuvo lugar una tendencia a la reducción de tamaño asociada a las restricciones aerodinámicas.

2. Se pretende también obtener estimaciones que sean lo más adecuadas y precisas posible para la envergadura y la superficie de sustentación en los especímenes de aves basales del Mesozoico, por lo que tales estimaciones deben ser también robustas frente a las fuentes de error mencionadas en el caso de la masa. Estas tres variables básicas (masa corporal, envergadura alar y superficie de sustentación) permiten la obtención de determinados parámetros, como la carga alar, el alargamiento y la frecuencia de aleteo, que permiten llevar a cabo una caracterización aerodinámica de las aves basales a partir

de comparaciones con aves voladoras modernas. Dicha caracterización permitirá someter a prueba diferentes hipótesis sobre el vuelo de cada taxón basal analizado (Capítulo 4):

- En primer lugar, uno de los temas más discutidos en Paleontología es el referente al vuelo de *Archaeopteryx* y, por extensión, al origen del vuelo aviano. En la presente memoria se analiza si las características inferidas para *Archaeopteryx* le otorgaban un beneficio aerodinámico suficiente como para poder desarrollar un vuelo sostenido y, en tal caso, si es más plausible que su vuelo fuese por aleteo o mediante planeo. La hipótesis se formula entonces en dos subhipótesis: (1) *Archaeopteryx* era capaz de realizar un vuelo sostenido; y (2) dicho vuelo implicaba un aleteo continuo.
- También se analiza si las características aerodinámicas de *Jeholornis* (otro ave muy basal que aún no ha reducido su cola en un pigostilo) le otorgarían la capacidad de desarrollar un vuelo más parecido al de las aves modernas que se desplazan mediante un batido continuo de sus alas que al de aquellas que son predominantemente planeadoras, o bien las que vuelan alternando fases activas de aleteo y planeo. De esta manera, la hipótesis se formula en los siguientes términos: *Jeholornis* era una ave que volaba activamente mediante aleteo continuo.
- Del mismo modo, se analiza si las inferencias aerodinámicas sobre Confuciusornithidae les asemejan más a un comportamiento de vuelo aleteado continuo, por planeo o alternando fases de ambos tipos, teniendo en cuenta que se ha propuesto para este taxón la posibilidad de un vuelo mediante *continuous vortex gait*. Hipótesis: los Confuciusornithidae desarrollaban un vuelo por aleteo continuo.
- Por otra parte, se ha sugerido que *Sapeornis* era un ave planeadora, en función de su anatomía esquelética del ala. Dicha suposición se somete también a prueba en esta memoria. Hipótesis: *Sapeornis* volaba mediante planeo.
- Las inferencias aerodinámicas de las enantiornitas también se investigan para discernir si eran capaces de desarrollar un vuelo de aleteo continuo, uno de alternancia entre fases de aleteo y planeo, o bien un vuelo más parecido al ondulatorio de los passeriformes actuales. Hipótesis: debido a su reducido tamaño, las enantiornitas desarrollaron un vuelo balístico similar al de passeriformes.
- Por último, se ha analizado si las inferencias sobre las aves extintas del Mesozoico más emparentadas con las aves modernas (*stem* Ornithuromorpha) permiten otorgarles un tipo de vuelo aleteado, de planeo o intermitente. Hipótesis: los ornithuromorfos basales eran capaces de volar mediante aleteo continuo.

Todo ello permitirá además someter a estimar si la diversidad de tipos de vuelo que se observa en las aves modernas aparece ya representada en los grupos basales o se desarrolló en el seno del *crown group*. Esta hipótesis se reformula, pues, en dos subhipótesis diferentes: (1) el vuelo ancestral es el aleteo continuo; y (2) la diversidad actual de tipos de vuelo que muestran las aves apareció tempranamente en el curso de la evolución del clado aviano.

3. Otro objetivo importante de esta tesis es explorar la variación morfológica existente dentro del clado Aves, identificando los efectos del tamaño, la filogenia y la adaptación sobre la forma de los elementos óseos que integran el esqueleto apendicular del ala (Capítulo 5). Por un lado, esta caracterización posibilitará efectuar una comparación morfofuncional entre las aves basales extintas y las modernas, lo que permitirá apoyar o refutar las hipótesis propuestas previamente sobre el vuelo de los taxones basales. Por otro, será posible contrastar diferentes hipótesis respecto a la existencia de patrones macroevolutivos:

- Dado que se conoce que la variación alométrica en los huesos alares de las aves modernas es negativa, una primera hipótesis a someter a prueba en este apartado será la presencia de dicho patrón alométrico también en las aves basales. Hipótesis: las aves basales presentan un escalado alométrico de los huesos del ala similar al de las modernas.
- Por otra parte, también se puede explorar la existencia de tendencias en los cambios morfológicos de naturaleza no alométrica, como los que afectan a las dimensiones de la cresta deltopectoral y la diáfisis del radio, o la longitud y posición del dígito alular. Hipótesis: tales cambios no muestran una tendencia direccional en el seno del clado.

MATERIAL Y MÉTODOS

Una volta che abbiate conosciuto il volo, camminerete sulla terra guardando il cielo, perché là siete stati e là desidererete tornare.

(Una vez hayas probado el vuelo siempre caminarás con la vista mirando al cielo, porque ya has estado allí y allí siempre desearás volver).

Leonardo Da Vinci

1. Material del clado Aves

En este apartado se presenta la muestra de especímenes utilizados para efectuar los diferentes análisis realizados en la presente memoria. Algunos rasgos de la muestra, como su riqueza taxonómica, rango de tamaños corporales, variedad de grupos de locomoción (entre las aves modernas) o limitaciones tafonómicas (en el caso de los fósiles que representan a aves basales) se han valorado a efectos de estimar si la muestra seleccionada constituye una buena representación del rango de estrategias aerodinámicas desarrolladas en el curso de la evolución de los mecanismos del vuelo en el clado aviano, desde sus primeras etapas, representadas por los taxones basales del Mesozoico, hasta las diferentes alternativas de vuelo que muestran las neognatas actuales.

1.1. Muestra de aves basales

El registro fósil de las Aves basales es mayoritariamente fragmentario (Mayr, 2009). Sin embargo, en los últimos años se han descubierto y descrito gran cantidad de fósiles bien conservados y muy completos, especialmente en los yacimientos del Cretácico inferior de China (ver, por ejemplo, Chiappe y Witmer 2002, O'Connor 2009, Brockelhurst *et al.* 2012). En esta tesis se han muestreado un total de 49 especímenes fósiles del Mesozoico, con un grado de “completitud” anatómica lo suficientemente elevado como para permitir los análisis morfométricos. Estos fósiles representan a los principales taxones de aves basales (Tabla 2.1): seis individuos pertenecientes a Archaeopterygidae, dos a Jeholornithidae, seis representantes de Confuciusornithidae, cinco de Sapeornithidae, 16 del clado Enantiornithes y 14 miembros basales del taxón Ornithuromorpha. La muestra utilizada representa, pues, más del 65% de los taxones publicados con un grado de completitud relativamente elevado (Fig. 2.1A; ver Brockelhurst *et al.* 2012). Además de fósiles avianos, se estudiaron cuatro fósiles del

taxón Deinonychosauria, grupo hermano de las aves dentro del clado Paraves (ver Fig. 1.21, Cap. 1), concretamente dos especímenes de *Microraptor* (Dromaeosauridae) y dos de *Anchiornis* (Troodontidae).

La mayor parte de la muestra se estudió directamente en la colección del “Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology” (IVPP y CAGS) de Beijing (China). También se estudiaron de primera mano los especímenes de *Concornis* y *Eoalulavis* procedentes del yacimiento del Cretácico inferior de Las Hoyas (Cuenca), alojados en la Universidad Autónoma de Madrid, así como el espécimen MCFO-0374 de *Confuciusornis*, albergado en el Museo CosmoCaixa de Alcobendas (Madrid). Los especímenes de *Eoconfuciusornis* y *Rapaxavis* se estudiaron a partir de fotografías de alta calidad proporcionadas por L. Chiappe y J. O’Connor, respectivamente. Otros fósiles (vg. *Archaeopteryx*) se estudiaron mediante sus correspondientes publicaciones y se midieron a partir de las fotografías publicadas. En aquellos casos en que estaban disponibles, las medidas obtenidas de esta forma fueron coincidentes con las publicadas por los autores.

Las descripciones anatómicas de cada fósil muestreado sugieren que los géneros de aves mesozoicas que representan estaban capacitados, en mayor o menor medida, para el vuelo (ver referencias de cada espécimen en la Tabla 2.1), incluidas las dos especies externas al taxón Aves, *Anchiornis huxleyi* (Xu *et al.* 2008, Hu *et al.* 2009) y *Microraptor gui* (Xu *et al.* 2003).

En cuanto al estado ontogenético, sólo dos especímenes de toda la muestra aparecen identificados inequívocamente como juveniles en sus descripciones originales: *Jeholornis prima* IVPP 13353 (Zhou y Zhang 2003a) y *Sapeornis chaoyangensis* DNHM 3078 (Gao *et al.* 2012). Muchos de los ejemplares restantes se consideran como adultos o subadultos en las descripciones referenciadas (Tabla 2.1). En cambio, hay otros especímenes para los que no se encontró una referencia directa sobre su estado ontogenético. En tales casos, se consideraron como adultos por dos razones: (1) porque se tratan indirectamente como tales en las referencias originales (mediante comparaciones con otros fósiles, análisis cladísticos, interpretaciones funcionales, etc.) y/o (2) porque en aquellos individuos estudiados directamente no se encontraron indicios inequívocos que pudieran indicar inmadurez.

Los trabajos de Fountaine *et al.* (2005) y de Brockelhurst *et al.* (2012) muestran que la riqueza del registro fósil aviano del Mesozoico se concentra principalmente en

dos períodos (Fig. 2.1B): el Hauteriviense–Aptiense (Cretácico inferior), donde además el grado de “completitud” es muy elevado; y el Campaniense–Maastrichtiense (Cretácico superior), donde la riqueza es comparativamente menor y los fósiles son bastante más fragmentarios. Este sesgo temporal es consecuencia, en parte, del esfuerzo de muestreo de los paleontólogos, lo que se ve reflejado, por ejemplo, en el gran número de fósiles procedentes de China, donde gran cantidad de personas e instituciones están implicadas en la explotación de los yacimientos (ver Benton 2008). Por otra parte, las condiciones imperantes en cada período favorecerían o no la conservación de los fósiles. Así, por ejemplo, tal y como indican Brockelhurst *et al.* (2012), los depósitos de medios poco energéticos (vg. lacustres) dan lugar a yacimientos con mayor riqueza y completitud de registro que aquellos procedentes de depósitos en medios sometidos a mayores perturbaciones (vg. terrestres y marinos).

La representación temporal de la muestra estudiada en esta memoria adolece también de este sesgo, que además se acentúa por la limitación de las colecciones estudiadas. Así, exceptuando a los *Archaeopteryx* del Titoniense (Jurásico Superior) y a dos taxones del Cretácico Superior (*Apsaravis* e *Ichthyornis*), el resto de la muestra estudiada pertenece a yacimientos del Cretácico Inferior (Tabla 2.1).

Este sesgo temporal, sin embargo, no se refleja en la riqueza taxonómica de la muestra, que contiene representantes de todos los grandes linajes basales a las aves modernas, como se ha mencionado anteriormente. Además, conviene mencionar que el rango de tamaños representados abarca desde enantiornitas del tamaño de un jilguero (vg. *Eoalulavis*) hasta *Sapeornis* que alcanza las dimensiones de una gaviota grande, encontrándose entre las aves mesozoicas de mayor tamaño.

Tabla 2.1 (página siguiente). Especies de aves extintas del Mesozoico estudiadas en esta memoria, indicándose el número de ejemplares de cada una (N). Además, se muestran las formaciones geológicas de procedencia (Fm) y las edades dadas para estas formaciones a partir de estudios de datación absoluta. En aquellas para las que no se encontró este tipo de estudios, la edad se obtuvo acudiendo a la tabla cronoestratigráfica internacional (GTS) del año 2012, realizada por la Comisión Internacional de Estratigrafía de la Unión Internacional de Ciencias Geológicas. Además, se incluyen los artículos de referencia en la descripción de cada especie (principalmente de los holotipos).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Taxón	Especie	N	Fm.	Período	Edad (M.a.)	Ref. edad	Ref. descripción
Troodontidae	<i>Anchiornis huxleyi</i>	2	Tiaojishan	Kimmeridgian	155-150,8	GTS2012	Hu et al. 2009
Dromaeosauridae	<i>Microaptor gui</i>	2	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Xu et al. 2003
Archaeopterygidae	<i>Archaeopteryx sp.</i>	5	Solnhofen	Early Tithonian	150,8-145,5	Frey et al 2011	Wellnhofer 2008
	<i>Wellnhoferia grandis</i>	1	Solnhofen	Early Tithonian	150,8-145,6	Frey et al 2012	Elzanowski 2001
Jeholornithidae	<i>Jeholornis prima</i>	2	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou y Zhang 2002a, 2003a
Confuciusornithidae	<i>Eoconfuciusornis zhengi</i>	1	Dabeigou	End Hauterivian-Lower Aptian	131-120	He et al 2006	Zhang et al. 2008
	<i>Confuciusornis sanctus</i>	6	Yixian	Lower Aptian	129,7-122,1	Chang et al 2009	Chiappe et al. 1999
Sapeornithidae	<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	4	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou y Zhang 2002b, 2003b
	<i>Sapeornis angustis</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Provini et al. 2009
Enantiornithes	<i>Pengornis houi</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou et al. 2008
	<i>Cathayornis yandica</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou et al. 1992
	<i>Cuspirostrisornis houi</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Hou 1997
	<i>Eocathayornis walkeri</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou 2002
	<i>Eoenantiornis buhlerei</i>	1	Yixian	Lower Aptian	129,7-122,1	Chang et al 2009	Zhou et al. 2005
	<i>Largirostrornis sexdentornis</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Hou 1997
	<i>Longchengornis sanyanensis</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Hou 1997
	<i>Otogornis genghisi</i>	1	Jingchuan	Middle Aptian	120,3-110,6	Li et al. 2008	Hou 1997
	<i>Longirostravis hani</i>	1	Yixian	Lower Aptian	129,7-122,1	Chang et al 2009	Hou et al. 2004
	<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhang et al. 2001
	<i>Rapaxavis pani</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Morschhauser et al. 2009
	<i>Protopteryx fengningensis</i>	1	Dabeigou	End Hauterivian-Lower Aptian	131-120	He et al 2006	Zhang y Zhou 2000
	<i>Vescomis hebeiensis</i>	1	Yixian	Lower Aptian	129,7-122,1	Chang et al 2009	Zhang et al. 2004
	<i>Concornis lacustris</i>	1	La Huérguina	Upper Barremian	128,5-126,3	GTS2012	Sanz et al. 1995
	<i>Eodulavis hoyasi</i>	1	La Huérguina	Upper Barremian	128,5-126,3	GTS2012	Sanz et al. 1996
Ornithuromorpha	<i>Archaeorhynchus spathula</i>	1	Yixian	Lower Aptian	129,7-122,1	Chang et al 2009	Zhou y Zhang 2006
	<i>Yixianornis grabaui</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou y Zhang 2001
	<i>Zhongjianornis yangi</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou y Zhang 2010
	<i>Yanornis martini</i>	2	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou y Zhang 2001
	<i>Jianchangornis microdonta</i>	1	Jiufotang	Middle Aptian	120,3-110,6	Zhou 2006	Zhou et al. 2009
	<i>Hongshanornis longicresta</i>	1	Yixian	Lower Aptian	129,7-122,1	Chang et al 2009	Zhou y Zhang 2005
	<i>Longicrusavis houi</i>	1	Yixian	Lower Aptian	129,7-122,1	Chang et al 2009	O'Connor et al. 2010
	<i>Gansus yumenensis</i>	2	Xiagou	End Aptian - Early Albian	115-105	GTS2012	You et al 2006
	<i>Ichthyornis dispar</i>	1	Niobrara	End Coniacian-Early Campanian	87,3 - 80,6	GTS2012	Clarke 2004
	<i>Apsaravis ukhaana</i>	1	Djadokhta	Late Campanian - Early Maastrichtian	71-75	GTS2012	Clarke y Norell 2002

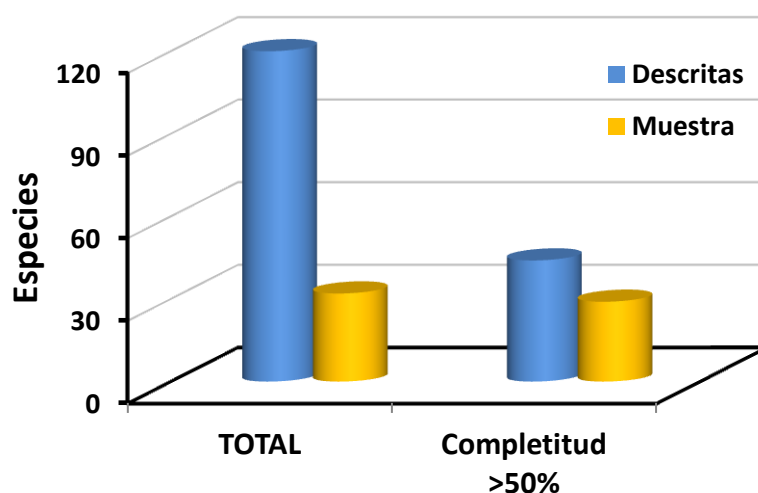
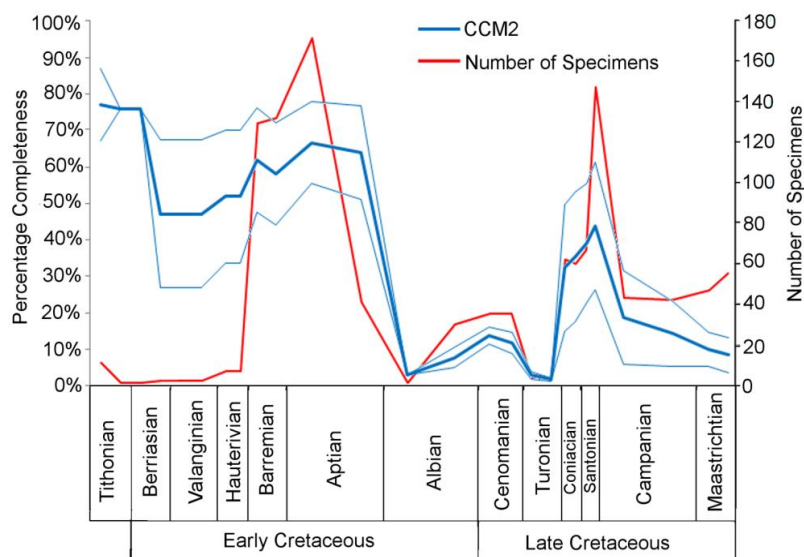
A**B**

Figura 2.1. Calidad del registro fósil aviano y de la muestra estudiada. **(A)** Comparación entre el número total de especies de aves mesozoicas descritas (hasta 2012) y las que componen la muestra empleada en esta memoria (Tabla 2.1). La muestra tomada es mucho más representativa del conjunto de especies descritas que tienen un grado de conservación aceptable, esto es, que tiene un importante número de elementos conservados con información filogenética relevante ("completitud"; ver Brockelhurst *et al.* 2012). **(B)** Variación a lo largo del Mesozoico del número de especímenes descritos (línea roja) y de su completitud (línea azul). Extraído de Brockelhurst *et al.* (2012).

1.2. Muestra de Neognathae

La muestra de aves modernas recopilada para esta tesis consta de 494 individuos, pertenecientes a 164 especies voladoras de Neognathae, que se distribuyen entre 66 familias y 21 órdenes (Tabla 2.2). La gran mayoría de los especímenes se estudiaron

directamente en las colecciones ornitológicas del “Burke Museum” de la Universidad de Washington (Seattle, EEUU), pero también se aumentó la muestra con algunos especímenes procedentes del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid). La muestra de neognatas presentada se caracteriza por varios aspectos:

- El muestreo fue homogéneo, de manera que casi todas las especies están representadas por 3-5 especímenes.
- Únicamente se estudiaron individuos adultos, con objeto de evitar diferencias morfológicas que pudieran derivar de un diferente estado ontogenético.
- Se trató de muestrear equitativamente machos y hembras dentro de cada especie, ya que muchas aves presentan un marcado dimorfismo sexual.
- Cada uno de los individuos fue pesado (por el personal del museo) antes de su muerte o esqueletización. Al computar cada espécimen con su masa propia y no con la masa media de la especie, obtenida de la bibliografía, se evitaron fuentes de error procedentes de la variación intraespecífica (Smith 2002, Turner y O'Regan, 2002), debidas al dimorfismo sexual, a diferencias de edad o a la variación entre poblaciones de diferentes latitudes.
- El rango de tamaños de la muestra es muy amplio, cubriendo más de tres órdenes de magnitud, desde un pequeño mosquitero (~9 g) hasta un cisne (~9,5 kg), que es una de las aves voladoras más pesadas.
- En la muestra están representados todos los tipos de vuelo actuales (descritos en Cap.1, ap.2.4), así como todos los tipos de locomoción no aérea de las aves voladoras (esto es, corredores, trepadores, “percheadores”, nadadores y buceadores).

Inicialmente la muestra era aún más amplia, ya que se estudiaron una veintena de individuos entre los que había colibríes (Orden Apodiformes, Fam. Trochilidae), tucanes (O. Piciformes, Fam. Ramphastidae), calaos (O. Coraciformes, Fam. Bucerotidae) y pingüinos (O. Sphenisciformes, Fam. Spheniscidae). Sin embargo, estas aves no se incluyeron en los análisis debido a diferentes motivos. Así, los colibríes presentan un tamaño corporal muy reducido, claramente inferior al del resto de las neornitas, y un aparato volador muy modificado, que les permite llevar a cabo su vuelo levitante (sección 2.4, Cap. 1). Este tipo de vuelo es muy derivado y único entre las aves actuales, por lo que al no haberse encontrado fósiles de aves basales que tuvieran un tamaño similar o semejanzas morfológicas con ellos, se consideró que su inclusión en

los análisis sería una fuente potencial de ruido. En el caso de los tucanes y los calaos, ambos presentan picos hipertélicos, lo que supone que concentran una proporción mucho más elevada de su masa en la región craneal que el resto de aves modernas de la muestra. Ya que el presente estudio se llevó a cabo sobre el esqueleto poscraneal y, dado que parece no haberse encontrado ningún fósil basal que presente semejante desarrollo de picos o cráneos, también se consideró que estos morfotipos podían sesgar los análisis sobre aves basales. Por último, los pingüinos se descartaron porque la locomoción subacuática ha modulado su adaptación corporal hacia mejoras hidrodinámicas que suponen una enorme divergencia morfológica en relación a las aves voladoras.

La muestra de aves modernas abarca solo miembros voladores del clado Neognathae. El grupo hermano Paleognathae se compone de las ratites no voladoras (vg. avestruces, emús, etc.) y de los tinamúes (O. Tinamiformes), que son capaces de volar. Las ratites no se incluyeron en los análisis por motivos parecidos a los pingüinos, pues al perder la capacidad de vuelo y especializarse hacia la carrera, la presión de selección sobre sus alas y, en general, sobre su esqueleto ha sido diferente a la experimentada por las aves voladoras. En cuanto a los tinamúes, se intentó conseguir material para estudiar este grupo de paleognatas voladoras, tanto en las colecciones visitadas como a partir de fuentes bibliográficas, pero desafortunadamente no se logró. Esto supone una notable ausencia en la base de datos con vistas a abarcar el rango morfológico de las Neornithes con capacidad de vuelo. Sin embargo, tal carencia no es relevante para los análisis realizados, debido a que las diferencias esqueléticas entre los tinamúes y las neognatas se reducen solo a diferencias en los huesos del paladar, en el número de procesos costales del esternón y en el grado de desarrollo del pulgar pedal, según muestra el estudio comparativo de Mayr y Clarke (2003) sobre 148 caracteres morfológicos. Por tanto, podemos asumir que la anatomía poscraneal de las neognatas de la muestra puede representar a la de los tinamúes voladores, los cuales conviene añadir que constituyen menos del 0,5 % de las especies de neornitas que existen actualmente (ver Del Hoyo 1992).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Orden	Familia	Especie	N	Vuelo	Superficie
Anseriformes	Anatidae	<i>Branta canadensis</i>	1	CFo	Aq
		<i>Anser albifrons</i>	2	CFo	Aq
		<i>Cygnus olor</i>	3	CFo	Aq
		<i>Anas platyrhynchos</i>	4	CFo	Aq
		<i>Anas strepera</i>	4	CFo	Aq
		<i>Aythya collaris</i>	4	CFo	Aq
		<i>Oxyura jamaicensis</i>	4	CFo	Aq
		<i>Tadorna tadorna</i>	4	CFo	Aq
		<i>Mergus merganser</i>	4	CFo	Aq
		<i>Anas crecca</i>	8	CFo	Aq
Apodiformes	Hemiprocnidae	<i>Hemiprocne mystacea</i>	2	FG-fh	Tn
	Apodidae	<i>Hirundapus caudacutus</i>	4	FG-fh	Tn
		<i>Apus pacificus</i>	4	FG-fh	Tn
Caprimulgiformes	Aegothelidae	<i>Aegothales cristatus</i>	2	CFc	Tn
	Caprimulgidae	<i>Chordeiles minor</i>	1	FG-fh	Tn
		<i>Chordeiles acutipennis</i>	1	FG-fh	Tn
		<i>Caprimulgus carolinensis</i>	3	FG-fh	Tn
	Podargidae	<i>Podargus strigoides</i>	4	CFc	Tn
Charadriiformes	Alcidae	<i>Cepphus carbo</i>	3	CFo	Aq
		<i>Brachyramphus marmoratus</i>	3	CFo	Aq
		<i>Uria lomvia</i>	1	CFo	Aq
		<i>Uria aalge</i>	1	CFo	Aq
		<i>Fratercula cirrhata</i>	2	CFo	Aq
	Laridae	<i>Larus argentatus</i>	4	FG-DS	ATf
		<i>Larus crassirostris</i>	4	FG-DS	ATf
		<i>Larus pipixcan</i>	4	FG-DS	ATf
	Sternidae	<i>Thalasseus maximus (=Sterna)</i>	4	FG-DS	ATf
		<i>Chlidonias niger</i>	4	FG-DS	Tc
	Stercoriidae	<i>Stercorarius pomarinus</i>	4	FG-DS	ATf
	Rynchopidae	<i>Rynchops niger</i>	3	FG-DS	Tc
	Recurvirostridae	<i>Himantopus himantopus</i>	4	CF-Ch	Tc
	Charadriidae	<i>Charadrius dubius</i>	3	CF-Ch	Tc
		<i>Vanellus vanellus</i>	4	CF-Ch	Tc
		<i>Pluvialis squatarola</i>	4	CF-Ch	Tc
		<i>Scolopax rusticola</i>	2	CFc	Tc
		<i>Scolopax minor</i>	4	CFc	Tc
	Scolopacidae	<i>Actitis hypoleucos</i>	2	CF-Ch	Tc
		<i>Tringa glareola</i>	4	CF-Ch	Tc
		<i>Numenius madagascariensis</i>	4	CF-Ch	Tc
		<i>Limosa limosa</i>	3	CF-Ch	Tc
		<i>Calidris minuta</i>	3	CF-Ch	Tc
Ciconiiformes	Ciconiidae	<i>Mycteria americana</i>	1	TS	Tc
	Threskiornitidae	<i>Platalea ajaja (=Ajaia ajaja)</i>	3	TS	Tc
		<i>Plegadis chihi</i>	4	TS	Tc
	Ardeidae	<i>Ixobrychus cinnamomeus</i>	1	CF-hSL	Tc
		<i>Ixobrychus eurhythmus</i>	3	CF-hSL	Tc
		<i>Ardea cinerea</i>	3	CF-hSL	Tc
		<i>Egretta sacra</i>	4	CF-hSL	Tc
Columbiformes	Columbidae	<i>Columba rupestris</i>	3	FG	Tc
		<i>Columba livia</i>	3	FG	Tc
		<i>Ptilinopus regina</i>	4	FG	Tn
		<i>Ducula rubricera</i>	4	FG	Tn
Coraciiformes	Alcedinidae	<i>Megaceryle alcyon (=Ceryle)</i>	2	CFo	Tn
		<i>Alcedo atthis</i>	4	CFo	Tn
		<i>Dacelo novaeguineae</i>	4	CFo	Tn
	Upupidae	<i>Upupa epops</i>	3	FB	Tc
	Meropidae	<i>Merops apiaster</i>	3	FG-fh	Tn
	Coraciidae	<i>Coracias garrulus</i>	4	FG	Tn

Orden	Familia	Especie	N	Vuelo	Superficie
Coraciiformes	Musophagidae	<i>Tauraco corythaix</i>	1	CFc	Tn
		<i>Corythaixoides concolor</i>	1	CFo	Tn
Cuculiformes	Cuculidae	<i>Centropus milo</i>	1	CFc	Tc
		<i>Eudynamus scolopacea</i>	3	FG	Tn
		<i>Cuculus canorus</i>	4	FG	Tn
		<i>Coccyzus americanus</i>	4	FG	Tn
Falconiformes	Falconidae	<i>Falco peregrinus</i>	4	FG-fh	Tn
		<i>Falco subbuteo</i>	4	FG-fh	Tn
		<i>Falco vespertinus</i>	2	FG-fh	Tn
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Accipiter gentilis</i>	2	TS	Tn
		<i>Accipiter virgatus</i>	4	TS	Tn
		<i>Buteo jamaicensis</i>	3	TS	Tn
		<i>Circus aeruginosus</i>	3	TS	Tn
		<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	3	TS	Tn
		<i>Haliastur indus</i>	3	TS	Tn
		<i>Aquila chrysaetos</i>	4	TS	Tn
		<i>Pandion haliaetus</i>	4	TS	Tn
	Pandionidae	<i>Pandion haliaetus</i>	4	TS	Tn
	Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	2	TS	Tn
Galliformes	Megapodidae	<i>Megapodius freycinet</i>	3	CF-sf	Tc
	Meleagridae	<i>Meleagris gallopavo</i>	4	CF-sf	Tc
	Tetraonidae	<i>Lagopus lagopus</i>	4	CF-sf	Tc
		<i>Tetrao parvirostris</i>	4	CF-sf	Tc
	Phasianidae	<i>Perdix perdix</i>	4	CF-sf	Tc
		<i>Coturnix coturnix</i>	4	CF-sf	Tc
Gaviiformes	Gaviidae	<i>Gavia stellata</i>	4	CFo	Aq
		<i>Gavia adamsii</i>	5	CFo	Aq
Gruiformes	Otididae	<i>Tetrax tetrax</i>	1	CF-sf	Tc
	Rallidae	<i>Rallus aquaticus</i>	1	CF-sf	Tc
		<i>Fulica atra</i>	2	CF-sf	ATf
		<i>Porphyrio porphyrio</i>	3	CF-sf	Tc
		<i>Gallicrex cinerea</i>	4	CF-sf	Tc
		<i>Grus canadensis</i>	3	CF-hSL	Tc
	Gruidae	<i>Grus canadensis</i>	3	CF-hSL	Tc
Passeriformes	Artamidae	<i>Artamus minor</i>	2	FG-fh	Tn
		<i>Artamus superciliosus</i>	1	FG-fh	Tn
		<i>Artamus personatus</i>	1	FG-fh	Tn
	Cinclidae	<i>Cinclus mexicanus</i>	2	FB	ATf
	Hirundinidae	<i>Progne subis</i>	2	FG-fh	Tn
		<i>Delychon dasypus</i>	3	FG-fh	Tn
		<i>Tachycineta bicolor</i>	3	FG-fh	Tn
	Motacillidae	<i>Motacilla flava</i>	2	FB	Tc
		<i>Motacilla cinerea</i>	2	FB	Tc
		<i>Macronyx croceus</i>	3	FB	Tc
		<i>Anthus spinoletta</i>	4	FB	Tc
		<i>Monticola saxatalis</i>	2	FB	Tf
	Muscicapidae	<i>Oenanthe oenanthe</i>	3	FB	Tf
		<i>Erithacus rubecula</i>	3	FB	Tn
		<i>Turdus iliacus</i>	3	FB	Tc
		<i>Turdus ruficollis</i>	4	FB	Tc
	Sylviidae	<i>Catharus fuscescens</i>	4	FB	Tc
		<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	3	FB	Tn
		<i>Phylloscopus trochilus</i>	3	FB	Tn
	Alaudidae	<i>Alauda arvensis</i>	4	FB	Tc
		<i>Melanocorypha mongolica</i>	4	FB	Tc
	Laniidae	<i>Lanius minor</i>	3	FB	Tn
	Paridae	<i>Parus major</i>	3	FB	Tn
	Prunellidae	<i>Prunella modularis</i>	3	FB	Tc
	Corvidae	<i>Pica pica</i>	8	CFc	Tf
		<i>Corvus corone</i>	4	TS	Tf

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Orden	Familia	Especie	N	Vuelo	Superficie
	Sturnidae	<i>Corvus corax</i>	3	TS	Tf
		<i>Sturnus vulgaris</i>	4	FB	Tf
	Fringillidae	<i>Emberiza schoeniclus</i>	4	FB	Tc
		<i>Carpodacus erythrinus</i>	4	FB	Tf
	Icteridae	<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	3	FB	Tn
		<i>Quiscalus major</i>	3	FB	Tc
		<i>Sturnella magna</i>	3	FB	Tc
	Pittidae	<i>Pitta moluccensis</i>	2	FB	Tc
	Tyrannidae	<i>Tyrannus tyrannus</i>	3	FB	Tn
		<i>Contopus cooperi</i> (= <i>C. borealis</i>)	3	FB	Tn
Pelecaniformes	Fregatidae	<i>Fregata magnificens</i>	2	S	Tn
		<i>Fregata minor</i>	4	S	Tn
	Sulidae	<i>Sula leucogaster</i>	2	DS	Aq
		<i>Sula sula</i>	3	DS	Aq
		<i>Sula bassana</i> (= <i>Morus</i>)	2	DS	Aq
		<i>Sula serrat</i> (= <i>Morus</i>)	2	DS	Aq
	Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax carbo</i>	3	CFo	Aq
		<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	3	CFo	Aq
	Pelecanidae	<i>Pelecanus erythrorhynchus</i>	4	S	Aq
Piciformes	Picidae	<i>Colaptes auratus</i>	1	FB	Tn
		<i>Colaptes chrysoides</i>	1	FB	Tn
		<i>Dryocopus martius</i>	4	FB	Tn
		<i>Picoides tridactylus</i>	4	FB	Tn
Podicipediformes	Podicipedidae	<i>Tachybaptus ruficollis</i>	1	CFo	Aq
		<i>Podiceps cristatus</i>	3	CFo	Aq
		<i>Podiceps nigricollis</i>	4	CFo	Aq
		<i>Aechmophorus clarkii</i>	4	CFo	Aq
Procellariiformes	Diomedidae	<i>Diomedea immutabilis</i> (= <i>Phoebastria</i>)	2	DS	Aq
	Procellariidae	<i>Fulmarus glacialis</i>	2	DS	Aq
		<i>Puffinus pacificus</i>	3	DS	Aq
		<i>Macronectes giganteus</i>	1	DS	Aq
		<i>Pterodroma solandri</i>	1	DS	Aq
		<i>Puffinus griseus</i>	1	DS	Aq
	Pelecanoididae	<i>Pelecanoides urinatrix</i>	4	CFo	Aq
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Trichoglossus haematodus</i>	3	CFc	Tn
		<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	4	CFc	Tn
		<i>Ara ararauna</i>	1	CFc	Tn
		<i>Psephotus haematonotus</i>	1	CFc	Tn
	Cacatuidae	<i>Cacatua alba</i>	1	CFc	Tn
		<i>Eolophus roseicapillus</i>	2	CFc	Tc
Pterocliiformes	Pteroclididae	<i>Syrhaptes paradoxus</i>	4	CFo	Tc
Strigiformes	Tytonidae	<i>Tyto alba</i>	4	FG-hl	Tn
		<i>Nyctea scandiaca</i>	2	FG-hl	Tn
		<i>Strix occidentalis</i>	2	FG-hl	Tn
		<i>Bubo virginianus</i>	3	FG-hl	Tn
		<i>Ninox novaeseelandiae</i>	3	FG-hl	Tn
		<i>Asio otus</i>	4	FG-hl	Tn
		<i>Aegolius funereus</i>	4	FG-hl	Tn
TOTAL	21	66	164	494	

Tabla 2.2. Especies de aves modernas de Neognathae incluidas en esta tesis, indicándose el orden, la familia y el número de ejemplares utilizados de cada una de ellas (N). Además, se clasificaron dentro de tipos y subtipos de vuelo (ver Cap. 1, Ap. 2.4.) siguiendo a Viscor y Fuster (1987), Pennycuick (2008) y Bruderer et al. (2010): aleteadoras continuas (CF); de ambientes abiertos (CFo); de ambientes arbolados (CFc); tipo Charadriiformes (CF-Ch); de vuelo corto y/o

poco frecuente (CF-sf); con alas de alta sustentación (CF-hSL); aleteadores-planeadores (FG); con planeo dinámico facultativo (FG-DS); cazadores en vuelo (FG-fh); con alas de alta sustentación (FG-hl); aleteadoras con vuelo intermitente balístico (FB); predominantemente planeadores (S); con planeo dinámico (DS); con planeo sobre corrientes continentales (TS). También se clasificaron los tipos de locomoción no aérea (en superficie), siguiendo a Pike y Maitland (2004) y Hinic-Frlog *et al.* (2010): aves acuáticas (Aq); terrestres corredoras (Tc); terrestres arborícolas, trepadoras y predadoras (Tn); corredoras y arborícolas (Tf); acuáticas y terrestres (ATf). Estas clasificaciones también se apoyaron en las descripciones dadas en Del Hoyo *et al.* (1992) y en algunas observaciones directas.

2. Morfometría

Los avances informáticos en las técnicas de análisis morfométrico han permitido que exista actualmente una importante variedad de métodos que permiten estimar diversos aspectos de la forma orgánica, como por ejemplo el análisis de *landmarks* o puntos de equivalencia anatómica (bi- y tridimensionales) y *semilandmarks*, el escaneo de barrido de superficie o los análisis de contornos tipo “eigenshape” o mediante series de Fourier. Estos métodos pueden resultar más resolutivos que los empleados por la morfometría tradicional, basada en medidas lineales. Sin embargo, el hecho de que la mayoría de los fósiles de aves (todos los estudiados en esta memoria) se conserven en planchas de roca planas, casi como estructuras bidimensionales, conlleva la imposibilidad de rotar los ejemplares, todo lo cual limita mucho la posibilidad de utilizar metodologías diferentes a las de la morfometría multivariante tradicional, especialmente en el caso de aquellas que se basan en recoger la forma tridimensional mediante la posición relativa de *landmarks* en 3D. Además, el amplio rango taxonómico del estudio (Clase Aves) dificulta mucho obtener un número relativamente elevado de puntos homólogos entre las especies, necesarios para la mayoría de las técnicas no tradicionales. Además, la medición de organismos extintos es más fiable empleando medidas lineales, debido a los efectos tafonómicos. Por último, el empleo de dichas técnicas está limitado a estudiar los huesos aislados. Por tanto, la morfometría lineal es la única aproximación que permite una visión más holística de la variación esquelética. Por todo ello, en la presente tesis se optó por trabajar usando los métodos de la morfometría tradicional.

2.1. Medidas esqueléticas

Se estimaron un total de 25 medidas lineales en la extremidad anterior, de las cuales seis corresponden al húmero (Fig. 2.2A), ocho al antebrazo (Fig. 2.2B) y doce a la mano (Fig. 2.2C):

- *LH* – longitud total del húmero.
- *Lcdp* – longitud de la cresta deltopectoral.
- *Lcb* – longitud de la cresta bicipital.
- *dH* – diámetro dorso-ventral de la diáfisis del húmero.
- *edH* – longitud dorso-ventral de la epífisis distal del húmero.
- *LU* – longitud total de la ulna.
- *epU* – longitud antero-posterior de la epífisis proximal de la ulna.
- *dU* – diámetro antero-posterior de la diáfisis de la ulna.
- *edU* – longitud antero-posterior de la epífisis distal de la ulna.
- *UHcm* – curvatura máxima de la ulna, tomada como la distancia perpendicular desde el punto más alto del margen posterior hasta una línea de referencia, la cual va desde el final distal del proceso cotilar dorsal hasta el punto proximal de la epífisis distal.
- *ULcm* – proximidad de la curvatura de la ulna al codo, medida como la distancia desde el punto de máxima curvatura hasta el punto proximal de la línea de referencia.
- *LR* – longitud total del radio.
- *dR* – diámetro antero-posterior de la diáfisis del radio.
- *LCMC* – longitud total del carpometacarpo; en aquellos fósiles que no tienen este hueso completamente fusionado (vg. *Archaeopteryx*), se midió la distancia desde el extremo proximal del semilunar hasta el extremo distal del metacarpal mayor.
- *LCMCp* – longitud de la región proximal del carpometarpo, medida desde el extremo proximal del carpometacarpo hasta el proceso alular; en aquellos fósiles que no tienen el hueso completamente fusionado, se midió la distancia desde el extremo proximal del semilunar hasta el extremo distal del metacarpo alular.
- *LCMCd* – longitud de la región distal del carpometarpo, medida desde el proceso alular (o extremo distal del metacarpo alular) hasta extremo distal del carpometacarpo. Es la longitud del metacarpal mayor.

- *HCMC* – longitud total antero-posterior de la región proximal del carpometacarpo.
- *HMCa* – altura del metacarpo alular, medida como la distancia entre el punto más alto del proceso extensor y la diáfisis del metacarpo mayor; en los taxones extintos que carecen de proceso extensor, la medida es simplemente la longitud antero-posterior del metacarpo alular.
- *HCMCp* – altura posterior de la región proximal del carpometacarpo, tomada como la distancia entre el margen posterior del metacarpo alular y el margen posterior de la región proximal del carpometacarpo.
- *DCMC* – longitud anteroposterior del carpometacarpo en su zona media, medida como la longitud desde el borde anterior de la diáfisis del metacarpo mayor hasta el borde posterior del metacarpo menor.
- *dMCII* – diámetro antero-posterior de la diáfisis del metacarpo mayor.
- *H_{im-dMCIII}* – distancia intermetacarpal y anchura de la diáfisis del metacarpo menor, medida como la longitud desde el borde posterior del metacarpo mayor hasta el borde posterior del metacarpo menor.
- *LDI* – longitud total de la primera falange del dedo I.
- *LDII₁* – longitud total de la primera falange del dedo II.
- *LDII₂* – longitud total de la segunda falange del dedo II.

Inicialmente se tomó también la medida de la anchura dorsoventral de la epífisis proximal del húmero. Sin embargo, la gran variación encontrada entre las aves actuales en la inclinación de la cresta deltopectoral (Tobalske *et al.* 2011) llevó a descartar dicha variable, ya que es esperable que la compactación diagenética sufrida por los fósiles afectara especialmente a esta medida, resultando poco realista para las aves basales. Además, se tomaron cinco medidas en la extremidad posterior (Fig. 2.2D-F):

- *LF* – longitud total del fémur.
- *dFap* – diámetro antero-posterior de la diáfisis del fémur.
- *dFml* – diámetro medio-lateral de la diáfisis del fémur.
- *LT* – longitud total de la tibia.
- *LTMT* – longitud total del tarsometatarso; en aquellos fósiles en los que el hueso no está totalmente fusionado se tomó la longitud del metatarsal III.

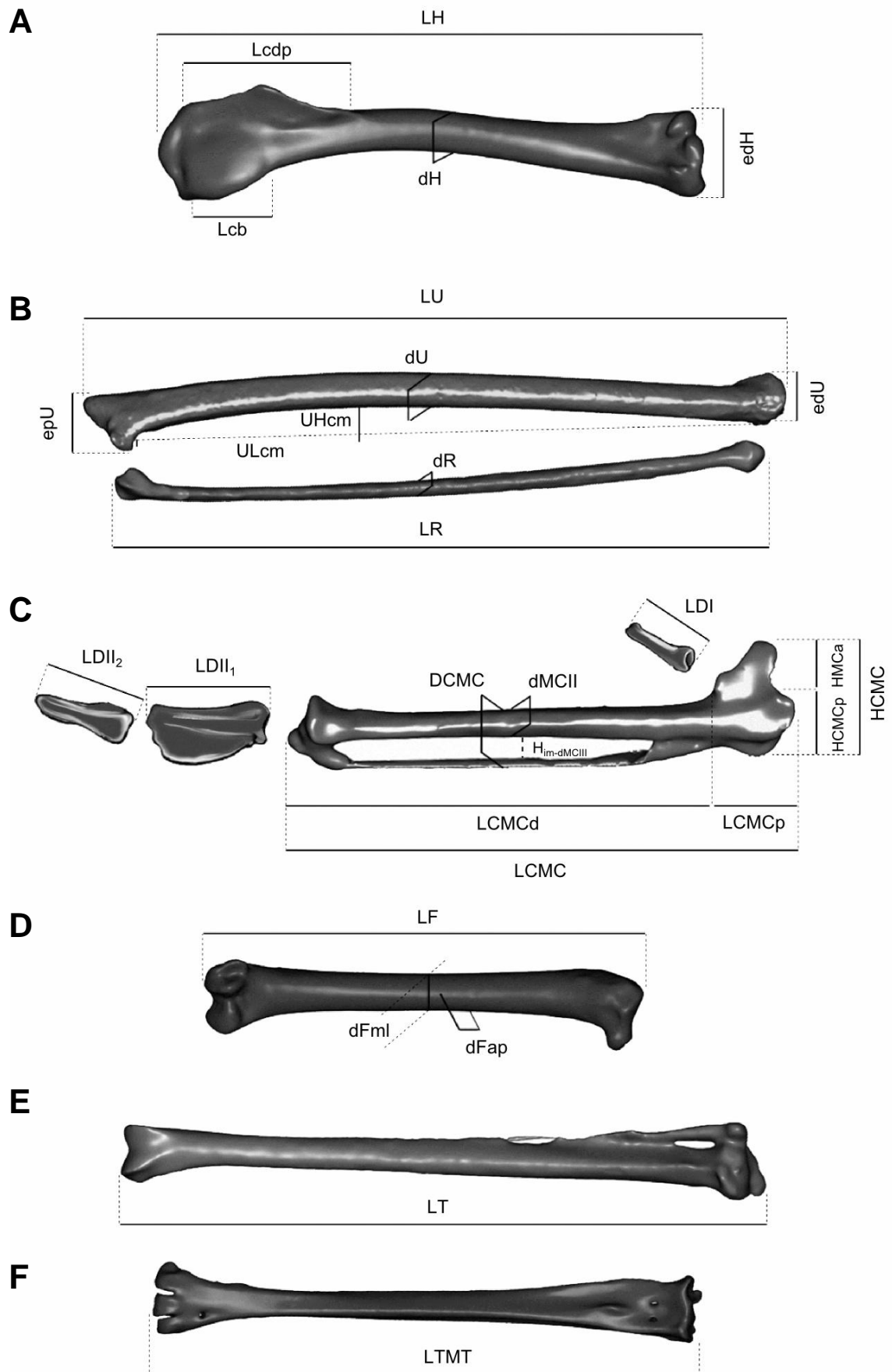


Figura 2.2. Medidas esqueléticas tomadas en la extremidad anterior y posterior. **(A)** Húmero; **(B)** ulna y radio; **(C)** metacarpales y dedos de la mano; **(D)** fémur; **(E)** tibiotarso; **(F)** tarsometarso. Imágenes tridimensionales de los huesos obtenidas desde la web <http://aves3d.org/>.

Las medidas se tomaron con calibres digitales Sylvac de 150 mm, Mutioyo de 200 mm y Sylvac de 300 mm, todos ellos con un error de 0,01 mm. Las medidas UHcm y ULcm se estimaron a partir de imágenes digitales de alta resolución mediante el programa tpsDig v2.16 (Rohlf 2010), accesible en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>. Aquellos fósiles que no se estudiaron directamente se midieron también desde las imágenes usando dicho programa.

2.2. Medidas básicas aerodinámicas

La fotografía en planta del ala de cada uno de los especímenes de Neognathae se empleó para tomar una serie de medidas con vistas a su caracterización aerodinámica (Fig. 2.3), usando el *software* tpsDig v.2.16:

- c – cuerda del ala, medida como la distancia perpendicular desde el borde anterior del ala en la muñeca hasta el borde posterior.
- c_{max} – cuerda máxima del ala, medida desde la muñeca hasta la punta de la pluma primaria más larga.
- L_{prim} – longitud de la pluma primaria más larga, medida desde el extremo distal del dedo II hasta la punta del ala.
- L_{al} – longitud del álula.
- L_w – longitud total de un ala, medida desde el hombro hasta la punta del ala.
- S_w – superficie de un ala.

La envergadura alar (B) de 188 especímenes se midió *in vivo*, conforme a Pennycuik (2008), como la distancia entre los extremos de las dos alas completamente extendidas. Además, se estimó la superficie total de sustentación (S_L) a partir de la superficie de las alas (S_w) sumada a la superficie correspondiente a la región corporal situada entre las alas (S_C), la cual se calculó como el producto de la distancia entre el origen de ambas alas y la cuerda del ala (c):

$$S_L = 2S_w + S_C$$

$$S_c = (B - 2L_w) c$$

Además, algunas de estas variables, como c , c_{max} , L_{prim} y/o L_{al} , se pudieron medir en aquellos ejemplares cuyos fósiles conservan las plumas. Las medidas de los huesos apendiculares y del ala en planta de las aves modernas analizadas en esta memoria están disponibles en el Anexo 1. Del mismo modo, las medidas de los ejemplares fósiles estudiados se encuentran en el Anexo 2.

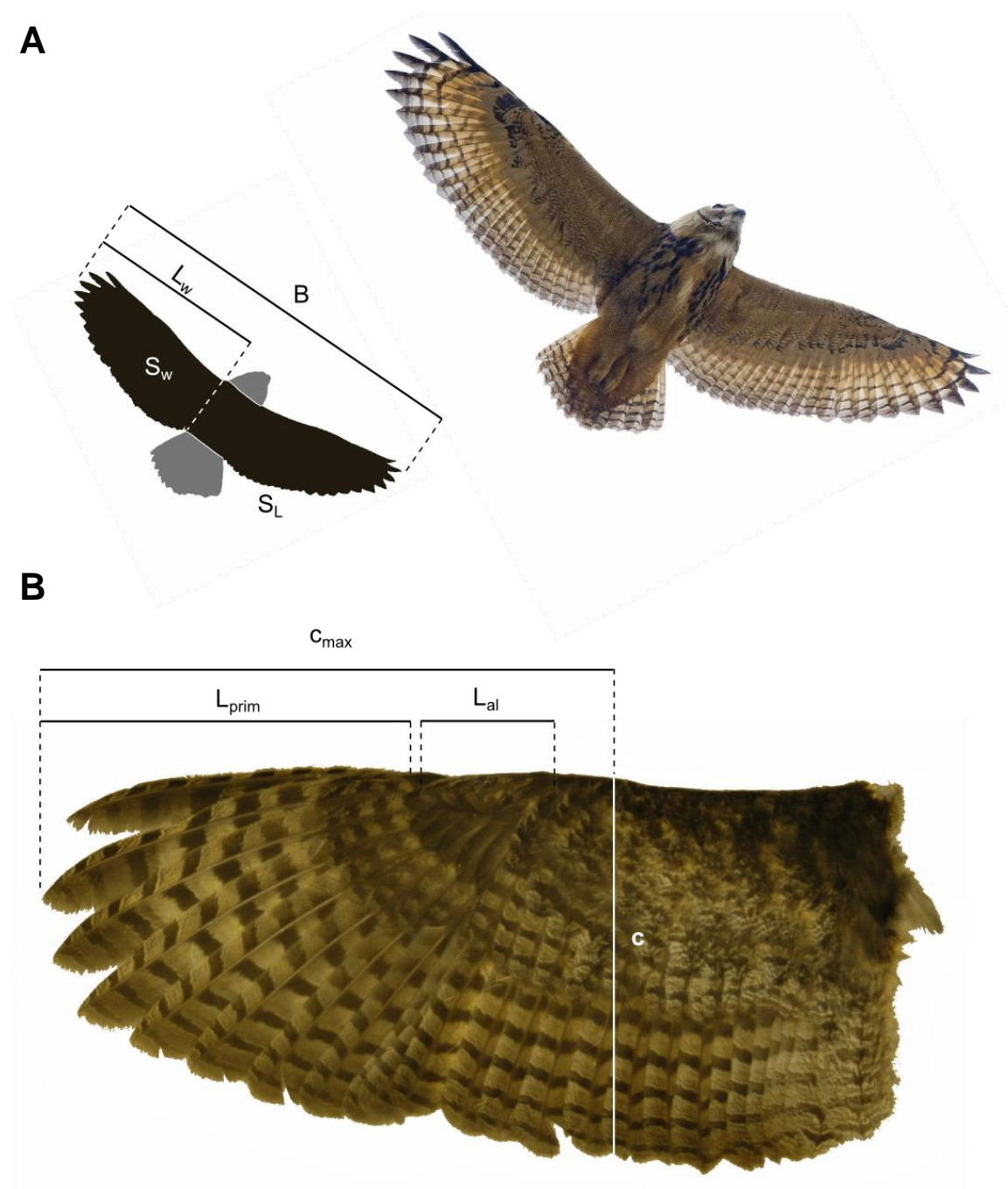


Figura 2.3. Medidas tomadas sobre las alas de neognatas (y sobre las aves basales que conservaron alguna de ellas) en la presente memoria. **(A)** Vista ventral de un búho real (*Bubo bubo*). Fotografía modificada desde <http://ibc.lynxeds.com/photo/eurasian-eagle-owl-bubo-bubo/bird-flying>. **(B)** Ala izquierda en vista dorsal del ejemplar de *Bubo virginianus* UWBM 72511.

Metodología y Análisis estadísticos

3. Modelos de regresión lineal

En muchos casos, las aproximaciones adecuadas para clarificar problemas biológicos requieren del uso de modelos estadísticos. Un tipo de modelos son los de regresión, donde se pueden diferenciar una variable de respuesta o dependiente (Y) y una o más variables predictoras o independientes (X). En estos modelos es esperable que la(s) variable(s) predictora(s) pueda(n) proporcionar alguna explicación, en nuestro caso de tipo biológico, sobre el patrón observado en la variable de respuesta, siguiendo el siguiente modelo general:

$$Y = \text{modelo} + \text{error} ,$$

donde el término *modelo* consta de la(s) variable(s) predictora(s) y de los parámetros que la(s) relacionan con la variable dependiente. La relación entre las variables puede ser lineal (modelos lineales) o no serlo. El término *error* representa la porción de la variable Y no explicada por el modelo, es decir, la incertidumbre de la variable de respuesta.

En este apartado trataremos los fundamentos del análisis de regresión lineal para obtener modelos desde variables continuas, lo que nos permitirá: (1) describir la relación lineal entre dos o más variables de nuestra base de datos; (2) determinar cuánta variación de una variable se puede explicar por su relación lineal con otra u otras variables; (3) predecir nuevos valores de cualquier variable Y a partir de nuevos valores de las variables X , lo que aplicado a nuestro estudio supone estimar valores desconocidos en los fósiles (vg. masa corporal, envergadura o superficie alar) a partir de los valores conocidos de sus medidas esqueléticas.

3.1. Regresión simple

El modelo lineal más sencillo es la regresión simple (RS), que relaciona a dos variables medidas en una muestra, una predictora o dependiente (Y) y una de respuesta o independiente (X):

$$y_i = a + b x_i + e_i,$$

donde y_i es el valor de la variable Y para la observación i ($i = 1, 2, 3, \dots, n$, con n = número de individuos de la muestra) cuando X es igual a x_i . El parámetro a es la ordenada en el origen o intercepto, que indica el valor de Y cuando la variable X es igual a 0. El parámetro b es la pendiente de la recta de regresión, que indica la relación entre las dos variables, pues mide el cambio en Y por unidad de cambio en X . Por último, el término e_i indica el error asociado a la variable Y en la observación i , medido como la diferencia entre cada y_i observada y la media muestral de Y [$(y_i - \bar{y})$]. Los parámetros del modelo, a y b , se estimaron por el método de ajuste de mínimos cuadrados (OLS), que proporciona la recta de regresión ($y_i = a + b x_i$) que minimiza las diferencias al cuadrado entre cada y_i observada y el valor predicho por la recta de regresión (\hat{y}_i) para cada x_i , es decir, la recta que minimiza [$\sum (y_i - \hat{y}_i)^2$]. Cada diferencia [$y_i - \hat{y}_i$] se conoce como residuo y es una medida del error del valor estimado por la recta de regresión para la observación i respecto a su valor observado.

El análisis de regresión lineal es un método paramétrico y, como tal, para que el modelo obtenido sea válido tienen que cumplirse una serie de asunciones respecto al término del error y a la variable dependiente:

- (1) Normalidad: los valores de y_i y e_i deben distribuirse normalmente para cada nivel de la variable predictora. Aunque los intervalos de los parámetros y los test de hipótesis son robustos a la violación de esta asunción por sí sola, la ausencia de normalidad puede resultar en la violación de otras asunciones. En particular, las distribuciones sesgadas de y_i suelen afectar a la homogeneidad de las varianzas.
- (2) Homocedasticidad: los valores de y_i y e_i deben tener la misma varianza para cada x_i . La violación de la homogeneidad de las varianzas tiene importantes efectos sobre la fiabilidad de los intervalos de confianza de los parámetros y de los test de hipótesis realizados sobre ellos.

- (3) Independencia: los valores de y_i y e_i deben ser independientes (esto es, no mostrar una relación lineal) entre las i observaciones, es decir, que el valor y_i de un determinado x_i no debe influir sobre el valor y_i de cualquier otro x_i . Una relación lineal entre los valores y_i (y también entre los e_i) indica que están autocorrelacionados, lo que puede resultar en una severa inflación del error de tipo I para los test de hipótesis sobre los parámetros.
- (4) Para un *modelo I* de regresión obtenido por OLS, también hay que asumir que la variable X es fija o que no tiene varianza asociada. Esto raramente se cumple en los análisis que se efectúan en el ámbito de la Biología, ya que las variables X e Y suelen ser ambas aleatorias. Una alternativa podría ser usar un *modelo II* de regresión (de eje mayor o de eje mayor reducido). Sin embargo, las predicciones y los test de hipótesis siguen siendo válidos para el modelo I, aún cuando la variable X no sea fija.

Estas asunciones son necesarias para el cálculo correcto de los intervalos de confianza de los parámetros de la regresión y para someter a prueba las hipótesis que se formulen sobre los mismos (vg. comparación de pendientes alométricas), basadas en las distribuciones de los estadísticos t y F . El incumplimiento de alguna de ellas, especialmente las tres primeras, requiere del uso de métodos no paramétricos. Estos últimos son menos precisos que los paramétricos para testar hipótesis y estimar los parámetros, pero son más robustos al incumplimiento de las asunciones (ver Quinn y Keough 2001 y Laurin 2010). De una u otra forma, la hipótesis nula (H_0) que se va a contrastar en el análisis de regresión es la ausencia de relación lineal entre las variables X e Y , es decir, que el valor de la pendiente b sea igual a cero (esto es, que su intervalo de confianza para $p < 0,05$ comprenda dicho valor).

Los análisis de regresión se realizaron usando dos programas informáticos: SPSS v. 20 (IBM Corporation, cuya documentación se encuentra disponible en <http://www.ibm.com/software/es/analytics/spss/>) y PAST v.3 (Hammer *et al.* 2001, programa de acceso libre disponible en <http://folk.uio.no/ohammer/past/>). Las asunciones (1), (2) y (3) de los métodos paramétricos se sometieron a prueba con anterioridad a los análisis, a efectos de valorar el procedimiento a seguir: (1) Las medidas de las variables en nuestra base datos muestran distribuciones asimétricas sesgadas positivamente, incumpliendo el criterio de normalidad. Por ello, todos los datos se transformaron a escala logarítmica decimal (log), lo que los aproximó a

distribuciones normales (Fig. 2.4). Además, esta transformación contribuye a disminuir la heterocedasticidad (Quinn y Keough 2001). (2) La homogeneidad de las varianzas se analizó mediante la aplicación de los tests de Levene (en SPSS) y de Breusch-Pagan (en PAST) a los residuales de la regresión, lo que informó de si el grado de heterocedasticidad era estadísticamente significativo. (3) La interdependencia de los datos se analizó mediante el test de Durbin-Watson, que indicó si la autocorrelación entre las medidas dentro de una variable era significativa.

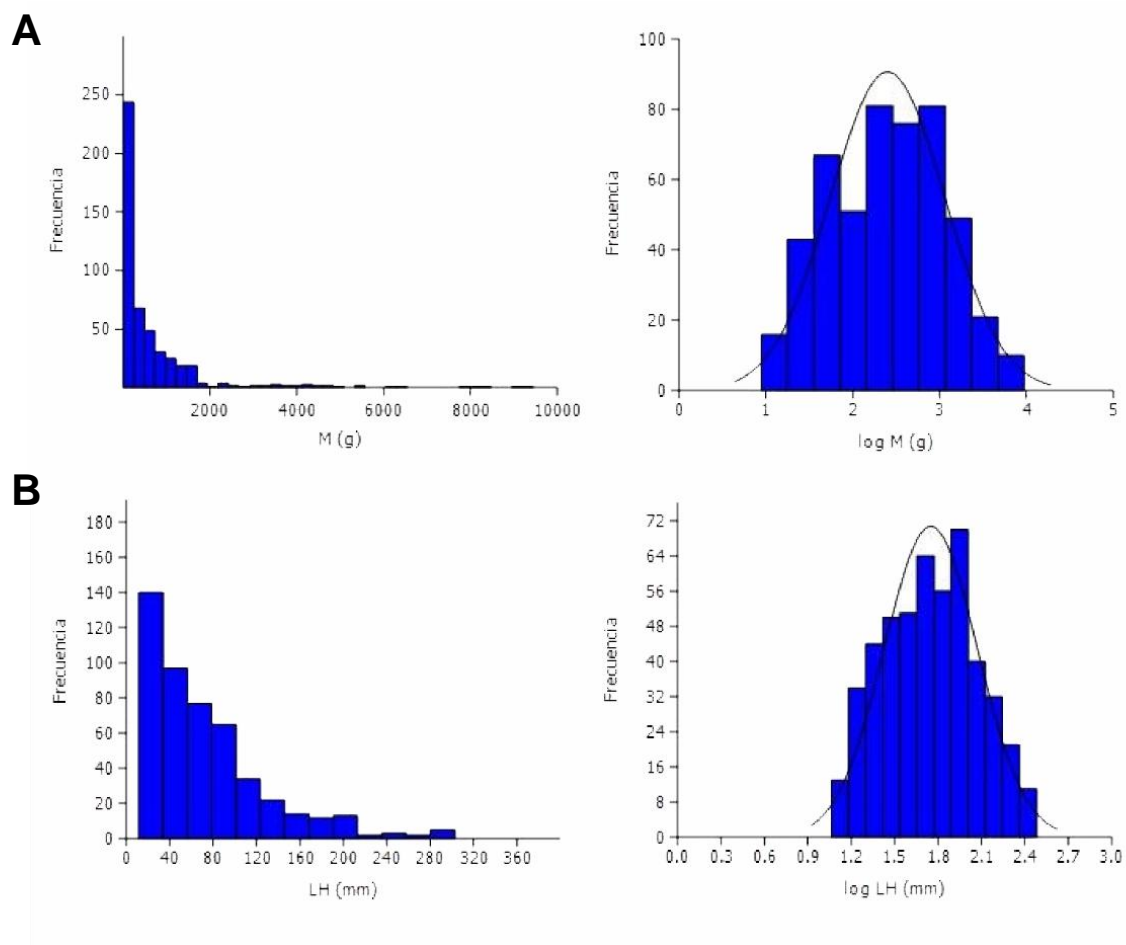


Figura 2.4. Efecto de la transformación logarítmica sobre la normalidad de dos variables tomadas como ejemplo: la masa corpora **(A)** y la longitud del húmero **(B)**.

Una vez que estos criterios se cumplieron, la H_0 de ausencia de relación lineal entre la variable dependiente y la independiente se contrastó mediante un análisis de la varianza (ANOVA), en el que se comparó, mediante el estadístico F (g.l. = $N-1$), la variación de Y debida a su relación con la variable X respecto a la variación de Y no

explicada por X (en SPSS). Para ello se comparó un modelo en el que la pendiente era igual a cero (modelo 0), frente a otro con el valor obtenido de la pendiente (modelo 1):

$$F_{obs} = \frac{[\sum(y_i - \hat{y}_i)^2]_0 - [\sum(y_i - \hat{y}_i)^2]_1}{\frac{[\sum(y_i - \hat{y}_i)^2]_0}{N-k}}$$

donde k indica el número de parámetros del modelo 1. Alternativamente (en el programa PAST), la hipótesis nula también se contrastó mediante el estadístico t (g.l. = $N-1$), comparando la pendiente obtenida (b_1) con una pendiente nula ($b_0 = 0$) y teniendo en cuenta el tamaño muestral (N) y la desviación típica (s):

$$t_{obs} = \frac{b_1 - b_0}{\frac{s}{\sqrt{N}}}$$

Por el contrario, cuando la ausencia de homocedasticidad o de independencia fue significativa, la H_0 hubo de ser contrastada mediante análisis no paramétricos. Una alternativa fue el test de Welch (SPSS), que opera como un ANOVA pero ajustando los grados de libertad para evitar los efectos del incremento en el error de tipo I (Quinn y Keough 2001).

La otra opción, más robusta, fue la de llevar a cabo un test de aleatorización (PAST), donde se realizaron permutaciones entre los pares X - Y de la muestra y se calculó el coeficiente de determinación (R^2). Esto se repitió 10.000 veces para generar una distribución de frecuencias de este coeficiente. El valor obtenido para R^2 en la regresión se comparó con esta distribución empírica, a efectos de estimar si el resultado era estadísticamente diferente del obtenible por azar.

Los intervalos de confianza de los parámetros se calcularon como los intervalos al 95% en una distribución t ($b \pm t_{0.05, n-2} \cdot s$). Además, en caso de no ajustarse a los requisitos de los métodos paramétricos, los intervalos de confianza también se calcularon de manera robusta mediante un remuestreo aleatorio (*bootstrapping*) de 2.000 repeticiones (PAST).

En cuanto al requisito (4), todos los análisis de regresión se realizaron mediante OLS, por lo que se ha asumido que la variable X es fija y tiene una varianza muy baja. Algunos investigadores han propuesto que el método del eje mayor reducido (RMA; *modelo II*) permite ajustar mejor la relación entre dos variables medidas con error, al no asumir una relación de dependencia entre una de ellas y la otra (ver revisión en Smith

2009). Sin embargo, Hansen y Bartoszek (2012) mostraron que el método RMA era fiable sólo cuando la relación entre X e Y era casi perfecta, es decir, cuando no se da error biológico ni de observación, lo cual es altamente improbable. Es cierto que, a diferencia del método OLS, el RMA es simétrico (esto es, una sola recta de regresión define la relación entre ambas variables) y, por tanto, no se establece previamente una relación de dependencia entre las variables, que en muchos casos es difícil conocer. Smith (2009) aducía a esta simetría-asimetría como criterio para ser usado por los investigadores para elegir entre un método u otro. En este trabajo se seleccionó OLS porque es un método que, en cualquier caso, es útil para contrastar la hipótesis nula (Quinn y Keough, 2001) y es el preferido cuando el objetivo de la regresión es predecir nuevos valores (Gingerich *et al.* 1982, Sokal 1986, MacLeod 2004, Smith 2009, Campione y Evans 2012), como en este caso, pues en tales situaciones hay que asumir una relación de dependencia entre las variables (la que va a ser estimada depende de la otra variable). Sin embargo, en caso de que el objetivo sea observar la relación entre dos variables entre las que no se puede asumir que una variable sea dependiente y la otra independiente (v.g. entre la longitud y el diámetro de la diáfisis de un hueso), entonces puede ser más correcto usar RMA, como así se ha hecho en el capítulo 4.

3.2. Regresión múltiple

La regresión múltiple (RM) supone un aumento en la complejidad del modelo lineal que se ha tratado hasta ahora. Muchos de sus aspectos son simplemente una extensión de la regresión simple (RS) y, por tanto, todo lo que se ha visto en el apartado anterior es aplicable a la RM. El análisis de regresión múltiple permite establecer una relación entre una variable de respuesta (Y) y varias predictoras (X_1, X_2, \dots, X_p), siguiendo el modelo lineal:

$$y_i = a + b_1 x_{i1} + b_2 x_{i2} + \dots + b_p x_{ip},$$

donde p es el número total de variables predictoras del modelo y b_1, b_2, \dots, b_p son las pendientes de regresión parcial de cada variable X_1, X_2, \dots, X_p . Estos coeficientes indican la pendiente para y_i sobre un determinado x_i , manteniendo fijos los valores de las restantes $p-1$ variables predictoras (así, b_1 es la pendiente de y_i y x_{i1} cuando $x_{i2}, x_{i3}, \dots, x_{ip}$ permanecen inalterados).

Los modelos de RM se obtuvieron con el programa SPSS, seleccionando las variables por el método de ‘inclusión por pasos’ (*stepwise*; ver Mendoza *et al.* 2006), que consiste en seleccionar una a una las variables predictoras que muestran la mayor correlación con la variable Y , de manera que en cada paso se reajusta el modelo introduciendo o descartando predictores en función de la contribución de su pendiente parcial al modelo múltiple global (lo que puede motivar que variables incorporadas al modelo en un paso anterior se descarten ahora, por redundancia en lo que explican de Y una vez introducido un nuevo conjunto de variables predictoras). La significación de la pendiente parcial para la entrada de una variable X en el modelo se fijó al nivel 0,05 del estadístico F , mientras que el nivel de salida fue 0,10.

Los análisis de RM, además de estar afectados por las asunciones paramétricas discutidas en el modelo simple, también van a estar influenciados por la existencia de correlación entre las p variables predictoras del modelo, es decir, por la llamada (multi)colinearidad. Las funciones de RM derivadas de predictores autocorrelacionados tienen efectos negativos, que pueden resultar en: (1) pendientes parciales de regresión inestables, es decir, pequeños cambios en la muestra o en las variables resultan en alteraciones considerables sobre los parámetros (Bowerman y O’Connell 1990, Philippi 1993, Graham 2003); y (2) en una inflación de los intervalos de confianza de los parámetros, lo que puede resultar en modelos MR que sean significativos conteniendo pendientes parciales no significativas (Mitchell-Olds y Shaw 1987, Graham 2003). El grado de multicolinealidad del que adolece un modelo se puede estimar mediante el factor de inflación de la varianza (FIV), que se calcula para cada variable predictora a partir de la regresión de una variable x_i sobre el resto de variables X :

$$FIV = \frac{1}{1-R^2}$$

Los valores elevados del factor de inflación de la varianza ($FIV > 10$) indican que la variable x_i está altamente correlacionada con los demás predictores, lo que sugiere que el efecto de la redundancia en el modelo analizado es elevado (Kleinbaum *et al.* 1997).

Se puede establecer una diferencia entre las funciones de RM según el objetivo que se persiga con ellas (ver MacNally 2000): por una parte se encuentran los modelos explicativos, que tratan de formular lo mejor posible el cambio de la variable dependiente mediante un número adecuado de variables predictoras; por otra están los

modelos predictivos, que están enfocados a la obtención de predicciones lo más precisas posible.

Las variables que integran cualquier base de datos de caracteres morfológicos van a estar inevitablemente correlacionadas, aunque solo sea por su covariación con el tamaño de los especímenes (Quinn y Keough 2001, Christiansen 2002). Esto hace que las variables usadas para este trabajo no cumplan el requisito de ausencia de colinealidad. Tal redundancia entre las variables se debe evitar cuando se desea elaborar modelos explicativos, pues además de los efectos mencionados se pueden excluir variables predictoras del modelo que sean significativas (Graham 2003). Sin embargo, Rawlings *et al.* (1998) indicaron que el uso de variables predictoras correlacionadas no evitaba obtener modelos bien ajustados a los datos con un alto poder predictivo (contra Tabachnick y Fidell 1996). Hay que mencionar que las funciones de RM obtenidas en esta tesis se derivaron exclusivamente a efectos predictivos (ver Capítulos 3 y 4).

Se han propuesto algunos métodos multivariantes alternativos para evitar la multicolinealidad, como la regresión de componentes principales (RCP) (Jolliffe 1982, Stone y Brooks 1990, Rawlings *et al.* 1998, Graham 2003). Ya que los componentes principales son ortogonales, es decir, no están correlacionados (ver apartado 4 de este capítulo), van a dar lugar a modelos multivariantes no colineales. Sin embargo, debido a que cada componente es una combinación de las p variables predictoras originales, las funciones derivadas por RCP tienen el inconveniente de que los coeficientes de regresión son difíciles de interpretar (Mitchell-Olds y Shaw 1987) y que dichos componentes pueden fallar en el ajuste de la regresión (es decir, resulta teóricamente posible que el primer componente, que da cuenta de casi el 100% de la varianza, no contribuya al ajuste, mientras que la variable respuesta se pueda ajustar bien con los últimos componentes, los cuales se suelen ignorar en la metodología RCP; ver Hadi y Ling 1998). Además, para hacer predicciones, los fósiles deben ser incorporados al análisis antes de obtener los componentes principales, lo que implica una falta de generalización del modelo, ya que solo se puede aplicar a aquellos especímenes inicialmente incluidos en el análisis.

3.3. Capacidad de predicción y generalización

Una medida descriptiva básica, que indica el grado de asociación entre la variable X y la variable Y , es el coeficiente de determinación (R^2), pues mide la proporción total de varianza de Y que es explicada por su relación lineal con X . El rango de valores de R^2 va desde cero (ausencia total de relación) hasta uno (relación perfecta, en la que todos los puntos caen sobre la recta de regresión). Este coeficiente permite comparar el ajuste entre dos modelos RS que tengan el mismo número de parámetros ($k_{\text{modelo1}} = k_{\text{modelo2}}$) y variables X (ya que $k = p + 1$). En cambio, R^2 resulta inadecuado para comparar modelos con número desigual de parámetros ($k_{\text{modelo1}} \neq k_{\text{modelo2}}$), pues este coeficiente no puede disminuir cuando se añaden nuevos predictores, incluso aunque éstos no contribuyan a aumentar el poder predictivo o explicativo del modelo (Smith 1981, Quinn y Keough 2001, Mendoza *et al.* 2006). Por tanto, R^2 aumentará con k (y con p). Entonces, para poder comparar modelos con diferente k , se calculó el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{adj}), que se computó en SPSS como:

$$R^2_{\text{adj}} = 1 - \frac{(1-R^2)(N-1)}{N-p-1}$$

Este coeficiente sí tiene en cuenta el número de variables predictoras presentes (p) y puede aumentar o disminuir cuando se incluyen nuevas variables en el modelo (Quinn y Keough 2001, Gayawan e Ipinyomi, 2009). Otros dos criterios ampliamente utilizados para comparar modelos, que también ajustan el número de predictores y el tamaño de la muestra, son el criterio de información de Akaike (1978) y el de Schwarz (1978). Ambos criterios resultan en funciones menos complejas que las que selecciona R^2_{adj} , lo que es mejor de cara a la búsqueda de modelos explicativos. Sin embargo, ya que la finalidad de las RM obtenidas en esta memoria fue la predicción de nuevos valores (Capítulos 3 y 4), se siguió el criterio del R^2_{adj} . Además, este coeficiente parece reproducir los datos empíricos mejor que los criterios de Akaike y Schwarz (Gayawan e Ipinyomi 2009). Además, ya que el número apropiado de variables predictoras que se introducen en un modelo RM depende del tamaño muestral, en este trabajo se siguió la regla general de una proporción mayor de 10:1 para N respecto a p (Darlington 1990).

Se calcularon otros dos indicadores del poder predictivo de los modelos: el porcentaje de error estándar de la estimación ($\%SEE$) y el porcentaje medio del error de predicción ($\%MPE$), pues ambos resultan adecuados para RS y RM (Smith 1984). El valor de $\%SEE$ indica el intervalo de confianza en torno a la media que incluye al 68% de los valores de la muestra. Se computó en el programa SPSS usando el error estándar de la estimación (SEE):

$$\%SEE = 10^{(2+SEE)-100}$$

El error en la predicción para cada caso ($\%PE$) se calculó a partir de los valores observados y estimados de la variable dependiente, según:

$$\%PE_i = \frac{y_i - \hat{y}_i}{\hat{y}_i} \cdot 100$$

El valor de $\%PE$ mide el grado en que el modelo sobrestima ($\%PE < 0$) o infraestima ($\%PE > 0$) a la variable Y para la observación i . La media muestral de todos los valores absolutos de $\%PE$ indica el porcentaje medio de desviación entre los valores observados y los predichos para la variable de respuesta ($\%MPE$).

Es razonable pensar que un modelo con más parámetros puede ser más preciso de cara a la estimación. No obstante, esta precisión puede ir en detrimento de la capacidad de generalización del modelo (“generalizability”), es decir, de su capacidad de predecir valores de Y para nuevos casos no incluidos inicialmente en el análisis. Smith (2002) indicó que las funciones RM, especialmente aquellas obtenidas por el método de inclusión por pasos, eran pobres predictoras sobre casos nuevos, por lo que era necesario usar métodos de validación para calibrar el poder predictivo de las RM. Igualmente, Graham (2003) sugirió que la generalización de los modelos afectados por colinearidad debía ser validada con datos recolectados independientemente de aquellos que sirvieron para derivar las ecuaciones. La capacidad de generalización del modelo es particularmente importante en las RM desarrolladas en esta tesis (Capítulos 3 y 4), ya que su objetivo es predecir (o, más propiamente, retrodecir) estimaciones para fósiles de aves basales, los cuales son filogenéticamente externos a los clados empleados para derivar los modelos.

Por estas razones, el poder predictivo y la capacidad de generalización de los modelos MR de esta memoria se calibraron mediante validaciones cruzadas con

submuestras de la propia base de datos. Para hacerlo, se siguió el procedimiento descrito por Hurvich y Tsai (1990), MacNally (2000) y Mendoza *et al.* (2006), en el que se seleccionó aleatoriamente al 20% de los individuos de la muestra de aves modernas para usarlos posteriormente como submuestra de validación; tal submuestra comprende al 43% de las especies, al 50% de las familias y al 82% de los órdenes representados en la base de datos de neognatas. A continuación se derivaron las funciones desde el 80% restante de los individuos. Con estas funciones se estimaron los valores para los individuos de la submuestra de validación y se calculó su porcentaje medio de error de predicción ($\%MPE_{20}$). Este valor indicó la capacidad predictiva sobre una muestra no incluida en la derivación de los modelos. Aunque las funciones de regresión empleadas finalmente fueron aquellas obtenidas a partir de la muestra completa, la comparación entre los valores de $\%MPE$ y $\%MPE_{20}$ indica la capacidad de generalización de los modelos. Sin embargo, hay que ser cautelosos con estos valores, ya que validar un modelo con especies que son evolutivamente equivalentes a aquellas usadas para generarlo (esto es, aves voladoras modernas) no aporta mucha información sobre cómo se comportará el modelo con especies extintas que no están estrechamente emparentadas con las usadas para generar el modelo (esto es, aves basales del Mesozoico).

4. Análisis de componentes principales

Para estudiar en conjunto una base de datos que consta de múltiples variables, registradas en múltiples casos, hay que acudir a otros métodos de análisis multivariante. Uno de los más resolutivos y utilizados es el análisis de componentes principales (ACP). Con esta técnica se consigue (1) reducir el número de variables originales a un número menor de nuevas variables, combinación de las anteriores, que resuman adecuadamente la información; y (2) detectar patrones en los datos (entre los objetos o entre las variables) que no se pueden anticipar del análisis de cada variable por separado.

En el ACP las p variables originales del análisis ($Y_1, Y_2, Y_3, \dots, Y_p$) se transforman en p nuevas variables no correlacionadas entre sí ($Z_1, Z_2, Z_3, \dots, Z_p$), llamadas

componentes principales (CP). Estos componentes son combinaciones lineales de las variables originales y su valor para cada caso se obtiene desde:

$$Z_{ik} = c_1 y_{i1} + c_2 y_{i2} + c_3 y_{i3} + \dots + c_p y_{ip} ,$$

donde z_{ik} es el valor del componente k para el caso i , y_{i1} hasta y_{ip} son los valores de las variables originales para el caso i , y c_1 hasta c_p son los coeficientes de carga de cada variable original para el componente k (ver más abajo). Aunque el número de CP obtenidos es el mismo que el de variables Y originales, por lo general un número relativamente reducido de tales componentes es capaz de explicar la mayor parte de la variabilidad original de la muestra.

Gráficamente, los CP se pueden ver como una rotación, centrada en la media de las variables originales, hacia los ejes de mayor variación de la muestra. Así, el primero de tales “nuevos” ejes será el que explica una mayor porción de la varianza de la muestra, el segundo se dispondrá perpendicular a él y dará cuenta, de la varianza no explicada por el anterior, la mayor porción posible, y así sucesivamente para todos los p nuevos ejes. En la figura 2.5 se ilustra un caso en el que solo hay dos variables originales para la muestra. Las nuevas variables, ortogonales entre sí, se denominan respectivamente como primer componente principal (CP1) y segundo componente principal (CP2). Cuando hay más de dos variables originales, el procedimiento de rotación de los ejes es más difícil de mostrar gráficamente, ya que habría que representarlo sobre un espacio p -dimensional, es decir, con tantas dimensiones como variables originales hubiera. En la práctica, los CP se extraen desde la matriz de covarianzas o de correlaciones. Esta aproximación con matrices para derivar los CP produce dos elementos de información relevantes para el análisis:

- Los autovectores, que son los vectores que contienen los coeficientes de carga (c_1, \dots, c_p) para cada CP. Estos coeficientes de carga son coeficientes de correlación de Pearson (valores entre -1 y +1, que equivalen al arcocoseno entre el componente y la variable) y, por tanto, indican cuánto contribuye cada variable original a la combinación lineal descrita por el componente.
- Los autovalores, que proporcionan una medida relativa de qué porción de la varianza total de la muestra explica cada componente. Como se indicó con anterioridad, los componentes se extraen de forma que el CP1 explique la mayor cantidad de variación posible, el CP2 explica la mayor fracción posible de la

variación no explicada por CP1, el CP3 la mayor proporción de varianza de la que dejaron sin explicar CP1 y CP2, y así sucesivamente. Si hay asociaciones entre las variables, los primeros dos o tres componentes normalmente explicarán la mayor parte de la variación presente en las variables métricas originales. Por ello, son precisamente estas combinaciones de nuevas variables las que permiten sintetizar mejor los patrones de variación morfológica presentes en la muestra.

El ACP es un método descriptivo de ordenación, derivado del álgebra matricial, que no ofrece significación estadística; por tanto, los datos no requieren el cumplimiento de asunciones tales como la normalidad multivariable o la independencia, aunque su cumplimiento mejora la robustez explicativa de los CP (Hammer 2002). Debido al uso de las covarianzas y correlaciones como medidas de asociación entre las variables, el ACP será más efectivo en la reducción de dimensiones del problema analizado cuanto más estrecha sea la relación lineal entre las variables originales. La transformación en logaritmos de cada variable para ajustarlas a una distribución normal (ver apartado 3.1) aumenta la normalidad multivariable y la homocedasticidad, reduce la influencia en la muestra de los valores atípicos (*outliers*) y aumenta también el grado de linealidad en la asociación entre las variables (Quinn y Keough 2001).

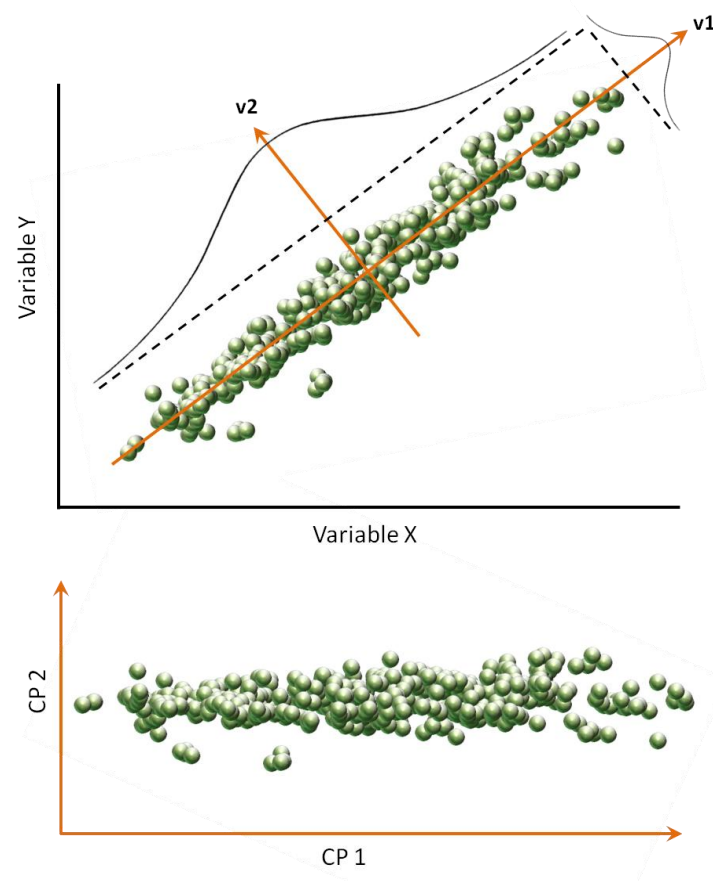


Figura 2.5. Relación entre dos variables originales X e Y, mostrando el eje de mayor varianza para la muestra (v1) y su perpendicular (v2). En el ACP ambos ejes originan dos nuevas variables no correlacionadas, CP 1 y CP 2, respectivamente.

En la presente memoria, el ACP se empleó para explorar los cambios morfológicos ocurridos en el esqueleto del aparato volador de las aves (Cap.5). En este caso, se trabajó con la matriz de correlaciones de los datos estandarizados en vez de con la matriz de varianzas-covarianzas, por dos motivos: (1) porque las variables de longitud de los huesos tienen varianzas mayores que las medidas de anchura y, por tanto, es preferible ignorar estas diferencias entre varianzas usando las correlaciones (Quinn y Keough 2001); y (2) porque la matriz de correlaciones tiende a separar mejor los componentes de tamaño y de forma (Somers 1986).

5. Método comparado

Las relaciones filogenéticas entre las especies que integran una base de datos deben ser controladas para llevar a cabo cualquier aproximación estadística con la que se pretenda hacer un análisis comparativo de los datos (Felsenstein 1985, Harvey y Pagel 1991). Si no se especifica lo contrario, los tratamientos estadísticos de los datos que hemos visto hasta ahora van a asumir que los casos dentro de la muestra de especies son independientes unos de otros. Trasladado a un modelo evolutivo, esto implicaría que dichas especies habrían resultado de una única radiación adaptativa explosiva al inicio de la historia evolutiva del clado (Fig. 2.6), donde los caracteres habrían cambiado a lo largo de cada linaje partiendo desde un mismo ancestro. Esta relación, altamente improbable en cualquier grupo de organismos emparentados, sabemos que no es cierta para la muestra de esta memoria, pues las relaciones filogenéticas entre las Aves se conocen relativamente bien (Fig. 1.21, 1.24; Cap. 1). Pero, además de la relación topológica entre las especies, también se conocen y se pueden aproximar las longitudes de las ramas del árbol filogenético aviano. En este apartado, por tanto, se mostrará la metodología seguida para analizar las variaciones dentro de la muestra, encontrar patrones entre las variables y hacer reconstrucciones de estados ancestrales de los

caracteres (variables), teniendo en cuenta las relaciones filogenéticas entre las aves (basales y modernas).

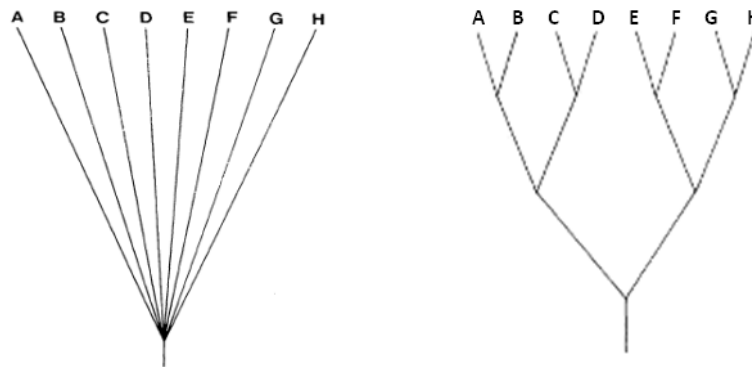


Figura 2.6. Modelos de evolución entre ocho especies. La primera filogenia muestra una radiación en la que cada linaje evoluciona independientemente, a partir de un mismo origen. La segunda filogenia muestra una evolución con diferentes especiaciones y no puede asumirse que los linajes sean independientes entre sí. Tomado de Felsenstein (1985).

5.1. Elaboración de cladogramas

En primer lugar, se describen las hipótesis filogenéticas que se han asumido en esta memoria para explicar las relaciones de parentesco dentro de las aves basales y en el seno de las neognathas modernas. Todos los árboles se elaboraron y sus longitudes de rama se escalaron empleando el programa Mesquite v2.75 (Maddison y Maddison 2011), disponible en <http://mesquiteproject.org/mesquite/mesquite.html>. Las longitudes de rama del cladograma de las aves basales se calibraron en millones de años (Ma), indicando por tanto la duración de los linajes. En cambio, las ramas del árbol de las aves modernas se midieron en unidades de cambio genético (sustituciones/sitio), que no se pueden considerar una estimación (*proxy*) del tiempo, pues todos los taxones terminales del árbol (especies) han divergido desde el mismo ancestro común en la misma cantidad de tiempo. Por ello, dicha longitud de rama es en realidad una tasa de evolución molecular, que se puede considerar como *proxy* de la “oportunidad de cambio” fenotípico (Pagel 1994).

A efectos de obtener un árbol escalado para el clado aviano completo, aunando los taxones basales del Mesozoico y las aves modernas, habría que convertir las distancias moleculares que se conocen para las ramas de las especies modernas en

millones de años. Para ello sería necesario un buen reloj molecular, es decir, una secuencia molecular que se correlacione bien con la edad de los fósiles más antiguos de cada taxón dentro de Neognathae. La regresión de la edad de los fósiles más antiguos de 25 clados de neognatas (Ericson *et al.* 2006: tabla ESM3) frente a las distancias moleculares de dichos taxones (Hackett *et al.* 2008: figura 3) resultó muy poco significativa ($R^2 = 0,164$; $P = 0,042$), mostrando además una amplia dispersión entre los clados (Figura 2.7). Esto coincide con la problemática actual de encontrar un reloj molecular fiable para Neornithes (Mayr 2009). Por tanto, no fue posible obtener un árbol para todo el clado con longitudes de rama calibradas. Sin embargo, para poder trabajar en algunos análisis con el árbol de Aves completo, se mantuvieron las relaciones topológicas y se asignó a todas las ramas una longitud unidad. Hay que mencionar que cuando se usa un árbol con longitudes de rama unidad se asume que el clado evolucionó según un modelo de equilibrios intermitentes (Díaz-Uriarte & Garland, 1996).

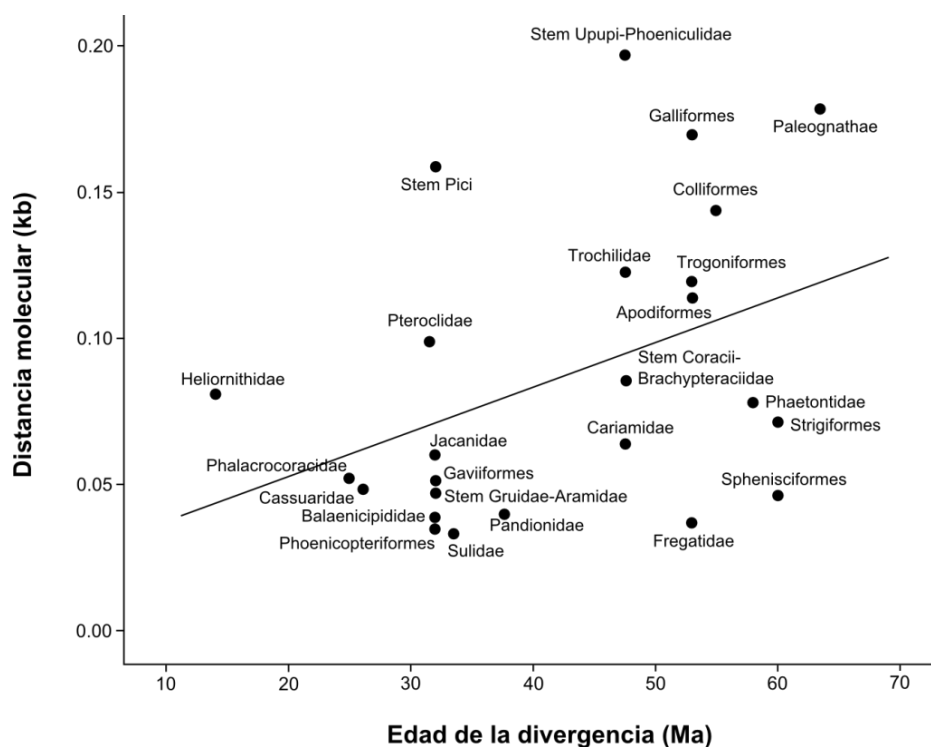


Figura 2.7. Relación entre la edad (en Ma) de los fósiles más antiguos encontrados de 25 clados de Neognathae (obtenida en Ericson *et al.* 2006: tabla ESM3) y las distancias moleculares (en kilobases) de ADN nuclear entre dichos taxones (obtenidas en Hackett *et al.* 2008: figura 3). La pendiente ajustada tiene $R^2 = 0,164$ y $P = 0,042$.

Árbol de las aves basales del Mesozoico

Los rangos estratigráficos de los 34 taxones analizados en esta memoria se obtuvieron mediante estudios de datación absoluta de los yacimientos correspondientes (Tabla 2.1). Cuando este tipo de datos no estuvo disponible, la datación correspondió al rango de edad de los pisos indicado en la tabla cronoestratigráfica internacional (2012), realizada por la Comisión Internacional de Estratigrafía de la Unión Internacional de Ciencias Geológicas. La topología del cladograma para los taxones basales se obtuvo del estudio llevado a cabo recientemente por O'Connor *et al.* (2013), en el que se analizaron 245 caracteres anatómicos en 62 especies de aves basales mesozoicas. En el árbol elaborado para las aves basales (Fig. 2.8), las longitudes de rama representan millones de años de evolución. La calibración de las ramas se llevó a cabo siguiendo la metodología desarrollada por Laurin (2004): (1) la edad mínima de divergencia entre los taxones la marcó el miembro más antiguo de cada clado; y (2) cuando aparecieron dicotomías dentro de un clado, que aparentemente habían ocurrido de manera simultánea (es decir, la edad de los fósiles más antiguos coincidía), se asignó una longitud de rama mínima que llevó más atrás en el tiempo la aparición de estos clados. Butler y Goswami (2008) asignaron 3 Ma a esa longitud mínima; sin embargo, dicha longitud de rama produjo en nuestro árbol taxones que se originaban posteriormente a su registro más antiguo. Por ello, el cladograma final se elaboró asignándole una longitud de rama mínima de 2 Ma. Hay que mencionar que los cambios en las longitudes de rama tienen mayor efecto sobre los resultados que la propia topología del árbol. Existen otros métodos de escalado temporal (ver Bapst 2014) que se podrían usar en el futuro para comparar el efecto de las longitudes de las ramas en los resultados, aunque esto va más allá de los objetivos de la presente memoria.

El fósil más antiguo de toda la muestra es *Anchiornis* (~155 Ma), uno de los taxones del “outgroup” de Aves analizados, que es además uno de los registros más antiguos del clado Paraves (Hu *et al.* 2009). Entre la edad de *Anchiornis* y la de *Archaeopteryx* (150,8 Ma) se situó al antecesor del clado Aves, en unos 153 Ma. Además, hay que mencionar que *Wellnhoferia grandis* se incluyó en el árbol como una especie independiente, ya que actualmente no está clara su pertenencia a la especie *Archaeopteryx lithographica* (Elzanowski 2002, Mayr *et al.* 2007 y Wellnhofer 2008 contra Houck *et al.* 1990, Chiappe 2007 y Erickson *et al.* 2009). Del mismo modo, *Sapeornis angustis* también se consideró como un taxón independiente (Provini *et al.*

2009), pese a que también se ha interpretado como perteneciente a *S. chaoyangensis* (O'Connor *et al.* 2011).

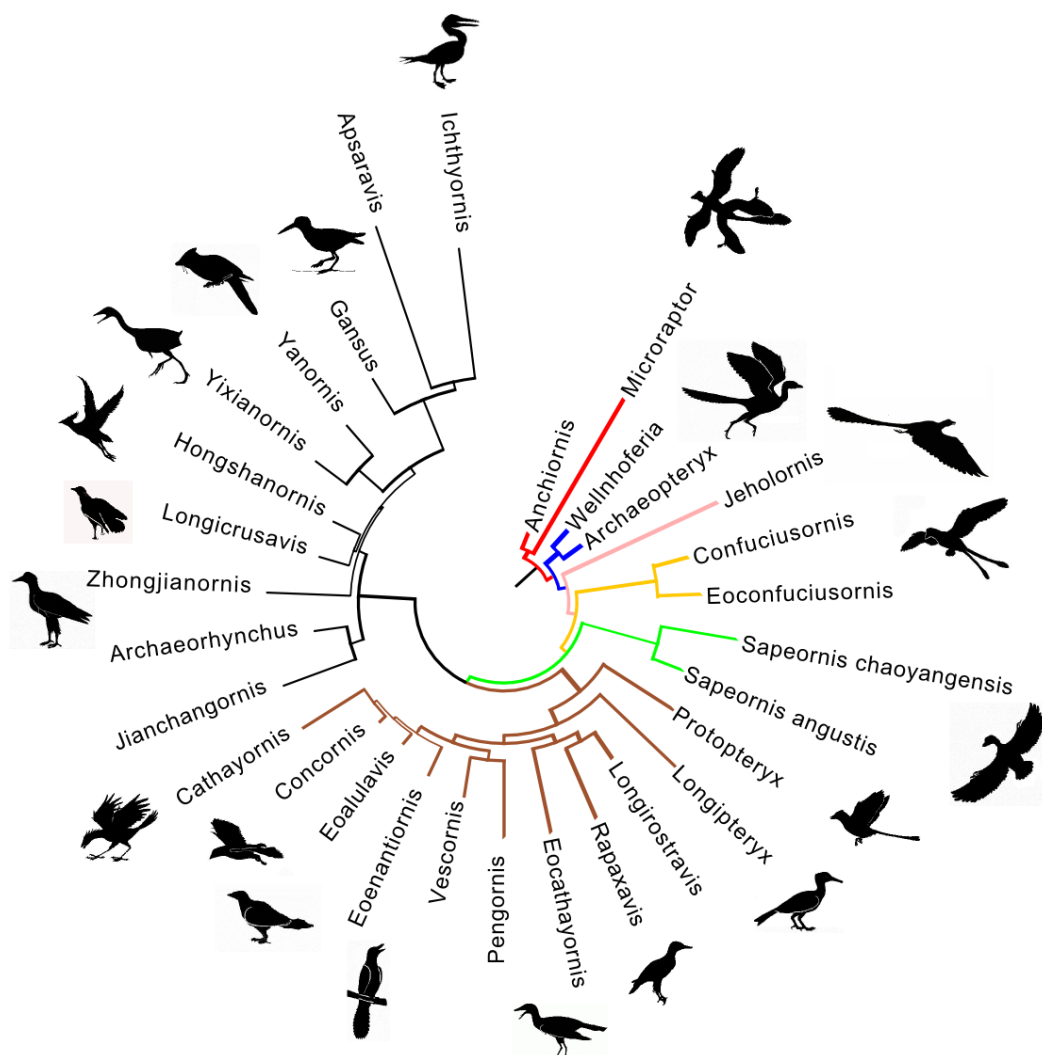


Figura 2.8. Cladograma de aquellos taxones fósiles estudiados en esta memoria cuyas relaciones filogenéticas pudieron obtenerse a partir de O'Connor *et al.* (2013). Las longitudes de rama están escaladas en Ma, con un tiempo mínimo de divergencia de 2 Ma. Los colores identifican a los principales linajes: rojo – Deinonychosauria (outgroup de Aves); azul – Archaeopterygidae; rosa – Jeholornithidae; amarillo – Confuciusornithidae; verde – Sapeornithidae; marrón – Enantiornithes; negro – Ornithuromorpha.

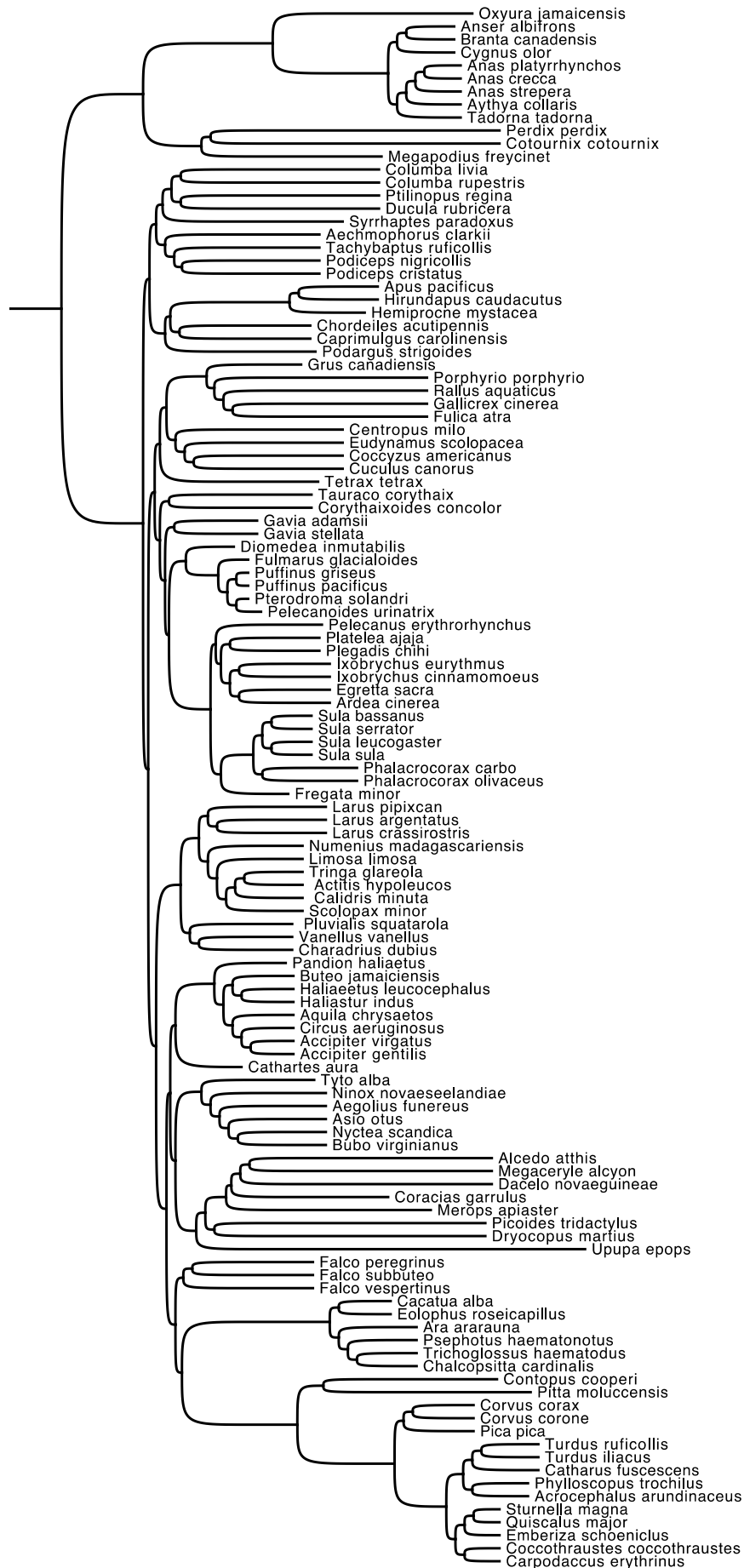
Árbol de Neognathae

El cladograma escalado para las aves modernas (Fig. 2.9) se realizó empleando la topología y las distancias moleculares publicadas por Hackett *et al.* (2008), quienes analizaron 19 loci de ADN nuclear en 169 especies de neornitas. Para ello, en primer

lugar se midieron las distancias moleculares de cada rama del árbol obtenido por Hackett *et al.* (2008: Fig. 3) y se utilizaron para calibrar nuestro árbol a nivel familiar y suprafamiliar. Como gran parte de las especies presentes en nuestra base de datos no coinciden con las analizadas por Hackett *et al.* (2008), las relaciones filogenéticas dentro de las familias (aquellas que contenían más de dos especies) se resolvieron acudiendo a estudios cladísticos concretos. Las especies presentes en nuestra base de datos y en el estudio de Hackett se calibraron con su longitud de rama correspondiente, mientras que a las especies no coincidentes (la mayoría) se les asignó el valor medio de las longitudes de rama dentro de su familia, obtenido del árbol de Hackett. Además, dentro de cada familia se le asignó a cada nodo interno (esto es, cada evento de especiación) una longitud de rama de 0,01 sustituciones por sitio (s/s), que se restó a la longitud de rama de cada especie. Este valor arbitrario corresponde con la media aritmética de las longitudes de los nodos internos observados dentro de todas las familias del árbol de Hackett.

Hay que anotar que el análisis de Hackett no incluyó algunas familias que están presentes en nuestra base de datos, por lo que tales taxones fueron excluidos del cladograma. Estas familias son Meleagridae y Tetraonidae del orden Galliformes; Alcidae, Sternidae, Rynchopidae, Stercoriidae y Recurvirostridae del orden Charadriiformes; y Alaudidae, Cinclidae, Hirundinidae, Motacillidae, Prunellidae, Muscicapidae, Artamidae, Sturnidae, Laniidae y Paridae del orden Passeriformes.

Figura 2.9 (página siguiente). Cladograma de las especies de Neognathae incluidas, cuyas relaciones filogenéticas y longitudes de rama pudieron obtenerse de Hackett *et al.* (2008). Las longitudes de rama se escalaron a nivel de familia, en unidades de sustituciones por sitio (s/s) y con un tiempo mínimo de divergencia de 0,01 s/s. En aquellas familias con más de dos especies, las relaciones internas se resolvieron acudiendo a referencias específicas: Accipitridae (Lerner and Mindell 2005), Alcedinidae (Luczon *et al.* 2010), Alcidae (Pereira and Baker 2008), Anatidae (Donne-Goussé *et al.* 2002), Charadriidae (Ericson *et al.* 2003), Columbidae (Johnson and Clayton 2000), Cuculidae (Hughes 2000), Fringillidae (Barker *et al.* 2004), Hirundinidae (Sheldon *et al.* 2005), Laridae (Pons *et al.* 2005), Motacillidae (Voelker and Edwards 1998), Picidae (Benz *et al.* 2006), Procellariidae (Kennedy and Page 2002), Psittacidae (Wright *et al.* 2008), Rallidae (Livezey 1998), Scolopacidae (Thomas 2004), Strigidae (Wink *et al.* 2009), Turdidae (Sangster *et al.* 2010).



5.2. Señal filogenética

El primer paso antes de aplicar un método comparado que tenga en cuenta el efecto de las relaciones de parentesco es detectar si realmente existe una señal filogenética en el carácter que se quiere analizar. Es decir, hay que observar si la distribución de los valores del carácter en los taxones terminales del cladograma se puede distinguir de una distribución aleatoria. Esto es importante por dos razones: (1) porque el uso de regresiones corregidas filogenéticamente sobre variables con una señal filogenética débil puede ser estadísticamente inapropiado (Revell 2010); y (2) porque la utilización de caracteres que carecen de señal filogenética en métodos comparados da lugar a reconstrucciones de nodos imprecisas (Laurin 2004). Por ello, la señal filogenética se contrastó para cada variable en cada cladograma usando el programa Mesquite. Siguiendo a Laurin (2004), se llevaron a cabo permutaciones aleatorias de los taxones terminales, manteniendo la topología y la longitud de las ramas constantes. En cada permutación se obtuvo la longitud al cuadrado del carácter para todo el árbol. Esto se repitió 10.000 veces para generar una distribución de frecuencias de árboles aleatorios, que se comparó con la longitud al cuadrado obtenida para el carácter en el árbol original. Si ésta fue menor que las longitudes del 95% de los árboles generados aleatoriamente, entonces se pudo concluir que la evolución del carácter estaba asociada con ese árbol en particular (esto es, que existía una señal filogenética).

5.3. Contrastes filogenéticamente independientes

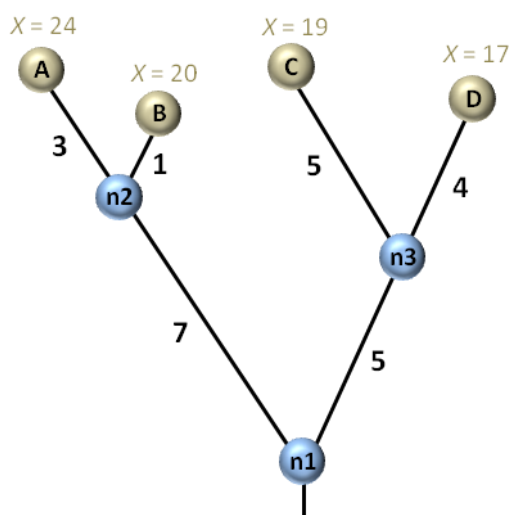
Una vez detectada la señal filogenética del carácter hay que aplicar métodos comparados que tengan en cuenta las relaciones de parentesco, ya que estas relaciones van a imposibilitar que el muestreo sea independiente, lo que a su vez supone el incumplimiento de uno de los requisitos de los análisis estadísticos paramétricos (ver apartado 3.1). La no independencia filogenética reduce los grados de libertad para contrastar hipótesis, disminuye la potencia estadística y afecta a la estimación de los parámetros (Harvey y Pagel 1991, Garland, Harvey y Ives 1992).

Felsenstein (1985) desarrolló un método comparado que permite realizar adecuadamente análisis interespecíficos de variables (caracteres) teniendo en cuenta las relaciones de parentesco y las longitudes de las ramas. Para ello, hay que asumir un

modelo de evolución *browniano* para los caracteres. Dicho modelo implica (1) que la probabilidad de cambio de un carácter dado es independiente de su estado anterior o actual; (2) que los cambios a lo largo de una rama son independientes de los cambios producidos en cualquier otra parte del árbol; y (3) que la tasa de cambio se mantiene constante a través del tiempo y a lo largo de todas las ramas (ver Webster y Purvis 2002). El método de Felsenstein, conocido como contraste filogenéticamente independiente (CI), permite el análisis de datos entre especies emparentadas, como si fueran puntos estadísticamente independientes. Los contrastes independientes substraen la similitud en un rasgo entre dos especies debida a su historia filogenética común. Por tanto, los CI van a reflejar únicamente el cambio evolutivo que ha tenido lugar desde que ambas especies se separaron de su antecesor. Los CI se obtienen como la diferencia en el valor de un carácter entre dos clados hermanos (i y j), dividida por la desviación estándar de esa diferencia, que en un modelo *browniano* es proporcional a la raíz de las longitudes de las ramas (lr):

$$CI_{i-j} = \frac{x_i - x_j}{\sqrt{lr_i + lr_j}}$$

Tomando como ejemplo una filogenia con cuatro especies (Fig. 2.10), los contrastes que se obtienen para el carácter X son:



$$CI_{A-B} (n2) = \frac{24-20}{\sqrt{3+1}} = 2$$

$$CI_{C-D} (n3) = \frac{19-17}{\sqrt{5+4}} = 0,67$$

$$CI_{n2-n3} (n1) = \frac{22-18}{\sqrt{7+3+1+5+5+4}} = 0,8$$

Figura 2.10. Estimación de los contrastes independientes (CI) en una filogenia de cuatro especies. Los valores CI de la variable X en los nodos se obtienen a partir de los valores en los taxones terminales y de las longitudes de rama.

El número de contrastes resultantes siempre será igual a $N-1$ para un análisis con N especies originales. El valor del carácter para un nodo (n) es obtenido como el promedio de los taxones terminales que derivan de dicho nodo. Esta forma de obtener los nodos permite que los contrastes sean independientes unos de otros en términos de cambio evolutivo, siendo también estadísticamente independientes y, por tanto, válidos para su uso en análisis estadísticos paramétricos.

Hay que mencionar que la relación entre los contrastes de dos variables se hace mediante una regresión a través del origen (esto es, el intercepto a es 0). Todos los CI realizados para este trabajo se obtuvieron desde los árboles construidos en Mesquite, mediante el módulo PDAP:PDTREE (Midford *et al.* 2005), disponible en http://mesquiteproject.org/pdap_mesquite/index.html.

Los contrastes independientes se utilizaron en esta memoria para (1) contrastar el efecto de la no independencia de la muestra en las regresiones utilizadas para predecir los valores de las aves extintas (Capítulos 3 y 4); y (2) para estudiar las tendencias evolutivas, enfrentando cada CI con su distancia hasta el nodo basal del árbol (Capítulo 3).

5.4. Reconstrucción de estados ancestrales

La reconstrucción de los estados ancestrales de los caracteres estudiados en las aves permitirá comprender mejor su función y descubrir cómo evolucionaron tales rasgos. Dada una filogenia y un carácter continuo (no discreto) presente en la totalidad de los taxones terminales, existen varios métodos para reconstruir el valor de dicho carácter en los sucesivos nodos del cladograma (ver revisiones de Pagel 1999, Webster y Purvis 2002). Entre los métodos estadísticos que asumen un modelo de evolución (vg. browniano) estaría el CI visto anteriormente. Sin embargo, el valor de obtenido para cada nodo con este método corresponde a un estado intermedio a efectos del cálculo del contraste y sus valores no se pueden considerar como estados ancestrales (Webster y Purvis 2002). Otros métodos utilizan el criterio de parsimonia para reconstruir los nodos, favoreciendo el resultado que requiere un menor cambio evolutivo sobre la filogenia. Los métodos de parsimonia, además, no hacen asunciones explícitas sobre el modo en que evolucionó el carácter (Webster y Purvis 2002).

El método de cambio al cuadrado de parsimonia (*square change parsimony*; SCP), desarrollado por Maddison (1991), obtiene los valores de los nodos que minimizan los cambios del carácter, dados un árbol y una distribución de dicho carácter. Es decir, SCP minimiza el sumatorio de los cambios al cuadrado divididos por las longitudes de las ramas:

$$\sum_{i=1}^N \frac{(x_m - x_n)^2}{lr}$$

donde n y m representan a todos los pares de clados que comparten un mismo ancestro. El método SCP ofrece unas estimaciones de los ancestros bastante fiables (Polly 2001, Laurin 2004). Además, las reconstrucciones obtenidas coinciden con las obtenidas por el método de máxima verosimilitud bajo un modelo de evolución browniana (Maddison 1991, Webster y Purvis 2002).

Las reconstrucciones de nodos se realizaron en Mesquite, empleando el módulo PDAP:PDTREE. Estos valores ancestrales se han utilizado en la tesis con dos fines: (1) plotear los valores de los nodos en los morfoespacios obtenidos desde los ACP de las especies, generando filomorfoespacios (Capítulo 5); y (2) regresionar el valor de cada nodo frente la distancia de dicho nodo hasta la raíz del árbol, como forma de observar tendencias evolutivas (Capítulo 3).

ESTIMACIÓN DE MASAS Y EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN AVES BASALES

The most erroneous stories are those we think we know best and therefore never scrutinize or question.”

(La mayoría de las historias erróneas son las que creemos que mejor conocemos y, por tanto, nunca examinamos o preguntamos).

Stephen Jay Gould

El presente capítulo, exceptuando el estudio de las tendencias evolutivas, se basa en el siguiente artículo publicado:

Serrano FJ, Palmqvist P & Sanz JL. 2015.

Multivariate analysis of neognath skeletal measurements: implications for body mass estimation in Mesozoic birds.

Zoological Journal of the Linnean Society. In press.

Antecedentes y Problemática

La masa corporal (M) de un organismo influye de manera relevante en sus características ecofisiológicas, pues se correlaciona con variables tales como la tasa metabólica, la temperatura corporal, la reproducción, el desarrollo ontogenético, la dieta, la densidad de población, el tamaño del territorio, el soporte corporal y la locomoción (vg. Kleiber 1947, McMahon y Bonner 1983, Calder 1984, Damuth y Mcfadden 1990, Palmqvist *et al.* 1996, Gillooly *et al.* 2001, 2002). Además, el tamaño de los organismos se relaciona también con patrones a gran escala de la estructura de las comunidades biológicas, con la distribución biogeográfica de las especies e, incluso, con las tendencias macroevolutivas que experimentan los linajes (vg. Marzluff y Dial 1990, Clauset *et al.* 2009, McClain y Boyer 2009). Como resultado, la masa corporal es una variable que afecta directamente a la compartimentación de recursos y al desplazamiento ecológico de las especies, lo que es de gran importancia para descifrar la paleoautoecología de los taxones pretéritos. Por tanto, un primer paso para reconstruir numerosos aspectos biológicos de un organismo extinto será obtener estimaciones de masa corporal adecuadas al mismo.

En el caso de las aves voladoras, además, la masa corporal impone una serie de limitaciones sobre la locomoción aérea, ya que afecta directamente al coste metabólico (Videler 2005), a la potencia mecánica necesaria para el vuelo (Tobalske *et al.* 2003, Askew y Ellerby 2007, Pennycuick 2008) y a la frecuencia de aleteo (Pennycuick 2001, Bruderer *et al.* 2010). El efecto de la M de un ave sobre estos factores influye en su modo de vuelo. Como se vio anteriormente (Cap. 1, sección 2.2), las aves de mayor tamaño baten sus alas con menor frecuencia que las pequeñas, lo que se debe a que tienen menos potencia relativa disponible desde sus músculos y, por tanto, el aleteo es energéticamente más costoso en ellas (Pennycuick 2008). Por ello, son aves relativamente grandes las que desarrollan un vuelo de planeo prolongado. En cambio, la mayoría de las aves de dimensiones reducidas llevan a cabo un vuelo intermitente con fases balísticas, el cual, pese a ser más costoso, les permite volar más rápido manteniendo un nivel aceptable de eficiencia muscular (Pennycuick 2008). Además, este tipo de vuelo reduce la resistencia del perfil, cuyo efecto es más importante en las

aves pequeñas (Bruderer y Boldt 2001). La masa corporal y el modo de vuelo también se relacionan con otros aspectos, como la actividad muscular (Tobalske y Biewener 2008), los movimientos migratorios (Kvist *et al.* 2001), la maniobrabilidad y la aceleración (Warrick 1998). Por tanto, tomando como referencia a las aves voladoras modernas, conocer el tamaño corporal de un ave basal mesozoica (esto es, disponer de una estimación sobre su masa) es necesario con vistas a efectuar una primera aproximación aerodinámica sobre el tipo de vuelo que dicha ave podía realizar.

El objetivo de este capítulo es obtener estimaciones de masa corporal lo más precisas y adecuadas posibles para las aves basales, que servirán como información de partida para caracterizar el vuelo de cada grupo taxonómico. Discusiones e inferencias funcionales más profundas se tratarán ya en el siguiente capítulo, una vez se hayan estimado otros factores importantes relacionados con las alas, como la envergadura, la carga alar, el alargamiento y la frecuencia de aleteo. Por otra parte, estas predicciones de M permitirán efectuar una aproximación a cómo ha cambiado el tamaño de las aves a lo largo de la evolución del clado, lo que se tratará al final de este capítulo.

1. Modelos propuestos de estimación de masa corporal

Una forma de estimar la masa de un vertebrado representado por determinados restos fósiles es mediante el método volumétrico, que consiste en realizar una reconstrucción corporal del organismo y estimar el volumen que desplaza de una cierta sustancia, como agua o arena (Principio de Arquímedes). Entonces, asignando una densidad al cuerpo se obtiene la masa corporal (Colbert 1962, Yalden 1984, Alexander 1985, Farlow *et al.* 1995, Christiansen 1998, Christiansen y Farinha 2002). Una alternativa es determinar el volumen por integración numérica de una serie de cortes corporales realizados sobre reconstrucciones realizadas por ordenador (Figura 3.1), ya sean bidimensionales (Motani 2001, Seebacher 2001) o tridimensionales (Henderson 1999, Allen *et al.* 2013).

Esta metodología presenta una serie de limitaciones y posibles inconvenientes, asociados al proceso de reconstrucción corporal y a la densidad que se le asigna al modelo, que resulta de gran importancia para las estimaciones finales. La mayoría de los autores asignan una misma estimación a la densidad corporal total ($\sim 1000 \text{ kg/m}^{-3}$),

pese a que diferentes tejidos, como la grasa y el músculo, tienen distintas densidades (Alexander 1983, 2006). Además, las proporciones de cada tejido y órgano se desconocen en los vertebrados representados en el registro fósil, lo que supone otra fuente de incertidumbre importante (Grand 1990). En los dinosaurios terópodos y en las aves, el impacto sobre el modelo de estas limitaciones se agrava aún más, debido a la dificultad de cuantificar el efecto sobre la densidad corporal de los pulmones y los sacos aéreos (Campione y Evans, 2012). A ello se suma que la elaboración del modelo es costosa en tiempo y recursos, que solo se puede realizar sobre aves representadas por fósiles que estén muy completos y que el modelo solo servirá para el espécimen del que se ha obtenido, es decir, no será aplicable a otros ejemplares.

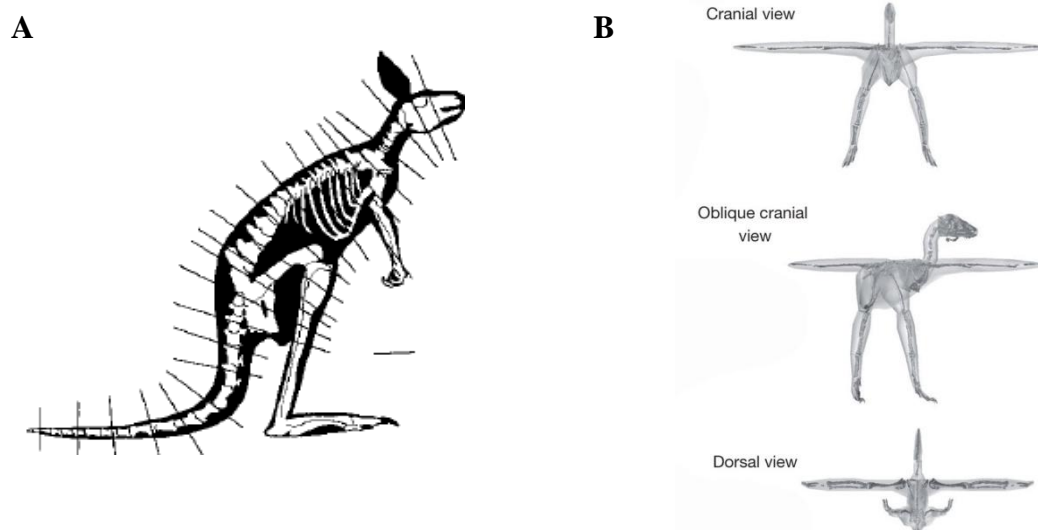


Figura 3.1. Modelos de reconstrucción corporal obtenidos por ordenador. **(A)** Reconstrucción bidimensional de un canguro. Tomado de Seebacher (2001). **(B)** Reconstrucción tridimensional de *Pengornis houi* IVPP V13352. Tomado de Allen et al. (2013).

Otro método para estimar la masa de organismos extintos es obtener ecuaciones de regresión alométricas, ajustadas a partir de organismos modernos. Tomar medidas esqueléticas de un fósil resulta más sencillo y es más directo que reconstruir su cuerpo. Además, el uso de variables osteológicas que se correlacionan más estrechamente con la masa corporal de un ave evita los errores inherentes asociados al proceso de reconstrucción, ya que hay una relación directa entre el soporte de la M y la morfología de los huesos, especialmente en el esqueleto apendicular (ver Cap. 1, ap. 2).

Las estimaciones sobre la masa corporal de las aves extintas se han utilizado extensamente para estudiar diferentes cuestiones, como las tendencias macroevolutivas en el seno del linaje (Sanz *et al.* 2002, Turner *et al.* 2007, Butler y Goswami 2008, Hone *et al.* 2008, Longrich *et al.* 2011, Balanoff *et al.* 2013), las reconstrucciones paleoautoecológicas de las especies extintas (Palmqvist y Vizcaíno 2003, Nudds y Dyke 2010), el estudio de la variación intraespecífica en Confuciusornithidae (Peters y Peters 2009, Chinsamy *et al.* 2013) y la caracterización aerodinámica de los fósiles de taxones presumiblemente voladores (Elzanowski 2002, Longrich 2006, Chatterjee *et al.* 2007, Chatterjee y Templin 2007, Chiappe *et al.* 2014). La mayoría de esas estimaciones se han obtenido mediante ecuaciones alométricas de regresión simple (RS) derivadas en aves modernas a partir de variables osteológicas (Tabla 3.1). Maloiy *et al.* (1979) obtuvieron una serie de funciones ajustadas con medidas de los miembros posteriores en ocho especímenes de aves con ecología corredora (incluyendo un avestruz). El estudio de Prange *et al.* (1979) obtuvo también ecuaciones alométricas de la M con la longitud del húmero (LH) y la del fémur (LF) a partir de 22 especímenes. En este último trabajo, los autores encontraron que los huesos alares de las aves (solo estudiaron el húmero y la ulna) presentaban una alometría negativa (esto es, conforme aumentaban en longitud disminuían en grosor), al contrario que ocurre con el resto de las alometrías esqueléticas conocidas. Alexander (1983) utilizó cuatro métodos diferentes para estimar la masa de varios especímenes de moas (Dinortithiformes) y obtuvo una serie de funciones de RS (modelos I y II) para estimar la masa mediante medidas esqueléticas de las extremidades posteriores, trabajando con una muestra de unos 70 especímenes actuales. Por su parte, Yalden (1984), además de estimar la M del espécimen de *Archaeopteryx* de Berlín mediante un método volumétrico, obtuvo funciones alométricas (a partir del fémur, la tibia, el húmero y la ulna) para estimar la masa de dicho ejemplar y de otros dos especímenes de *Archaeopteryx*, ampliando los datos de Alexander hasta unas 100 aves modernas. El trabajo de Olmos *et al.* (1996) se tradujo en una serie de ecuaciones obtenidas con variables de las extremidades anteriores y posteriores en más de 100 aves. Más recientemente se han llevado a cabo estudios sobre bases de datos muy extensas. Por ejemplo, Nudds (2007) obtuvo ecuaciones a partir de varias medidas osteológicas del ala, trabajando con una muestra de entre 300 y 700 aves modernas. Igualmente, Liu *et al.* (2012), a partir de 422 especímenes de neognatas, derivaron funciones RS a partir de la longitud del húmero y de la anchura de la diáfisis

de la tibia, a efectos de estimar la masa corporal de 24 fósiles de aves basales del Mesozoico. Cuando todas estas funciones RS se aplicaron a las neognatas de nuestra base de datos, se obtuvo que el error de predicción ($\%MPE$) no bajó, en el mejor de los casos, del 30% (Tabla 3.1), lo que indica una capacidad predictiva relativamente pobre de los modelos publicados hasta el momento. Recientemente, Field *et al.* (2013) han obtenido un modelo de RS altamente predictivo ($\%MPE = 13,0$), a partir de una muestra de 863 aves modernas. Para ello se basaron en una variable esquelética del hombro, la longitud de la faceta glenoidea del coracoides (*HAF*). Esta variable ya fue utilizada con anterioridad para estimar la masa de algunos fósiles fragmentarios de aves basales (ver Longrich *et al.* 2011).

Alternativamente, los modelos de regresión múltiple (RM) podrían proporcionar estimaciones más precisas al incorporar diversas variables osteológicas para estimar la masa corporal. Así, una serie de trabajos en los que se compararon ambos modelos sobre diferentes grupos de tetrápodos mostraron mejores resultados en las estimaciones obtenidas con modelos RM que en las derivadas de ajustes RS (vg. Biknevicius 1999, Palmqvist *et al.* 2002, Mendoza *et al.* 2006, Figueirido *et al.* 2011, De Esteban-Trivigno y Kohler 2011), exceptuando a Campione y Evans (2012), quienes no encontraron diferencias. El único estudio de este tipo llevado a cabo sobre aves extintas fue el de Atanassov y Strauss (2002), en el que se compararon varios métodos simples y multivariantes para estimar la masa de diversos especímenes de *Archaeopteryx* y de pterosaurios. Estos autores lograron un mayor poder predictivo con los modelos multivariantes que a partir de los simples, al igual que en los trabajos mencionados anteriormente. Sin embargo, Smith (2002) sugirió que los modelos RM eran menos generalizables que los modelos simples, es decir, que predicen peor sobre individuos no incluidos previamente en los análisis (ver Cap. 2, ap. 3.3).

Por tanto, si los modelos de regresión múltiple son menos generalizables (*sensu* Smith 2002) y si existe ya un modelo de regresión simple altamente predictivo (vg. Field *et al.* 2013), ¿por qué habrían de buscarse nuevos modelos para estimar la masa corporal de los fósiles de aves basales? La respuesta está en que los modelos de regresión publicados hasta la fecha, tanto simples como múltiples, parten de una serie de asunciones que pueden ser inapropiadas, lo que podría sesgar las estimaciones de *M* que se obtengan para las aves basales, por lo que no resultan satisfactorios. Estas fuentes potenciales de error pueden proceder (1) de las características de la muestra de

aves modernas a partir de que se derivan las funciones, o bien (2) de la *extrapolación filogenética* que supone hacer estimaciones sobre taxones basales avianos a partir de funciones obtenidas en representantes del grupo corona (Neognathae). Estos sesgos se deben tener en cuenta, contrastándolos conjuntamente con vistas a desarrollar modelos apropiados con alta capacidad predictiva y de generalización.

Referencia	$y = a x^b$	N	R ²	%MPE
Maloiy <i>et al.</i> 1979	dF = 6,4 M ^{0,44}	8		35,0
	LF = 76 M ^{0,28}			288,9
	LT = 115 M ^{0,43}			53,0
	LTMT = 81 M ^{0,49}			135,3
Prange <i>et al.</i> 1979	LH = 118,03 M ^{0,482}	22	0,980	53,7
	LF = 61,64 M ^{0,359}		0,980	51,3
Alexander 1983	dFap = 6,3 M ^{0,43}	≈ 70		35,0
	LF = 36 (M / 0.19) ^{0,37}			59,1
	LT = 64 (M / 0.22) ^{0,37}			65,1
	LTMT = 41 (M / 0.17) ^{0,34}			333,9
Yalden 1984	M = 13,25 dF ^{2,353}	26		36,1
	M = 8,398 dH ^{2,5}			39,0
	M = 0,143 LH ^{2,189}			71,3
	M = 0,047 LU ^{2,118}			53,7
Olmos 1988	LF = 0.5659 M ^{0,3424}	65*	0,865	51,6
Olmos <i>et al.</i> 1996	LH = 0,46 M ^{0,43}	101	0,903	43,7
	dH = 0,06 M ^{0,368}	108	0,922	51,3
	LU = 0,6 M ^{0,393}	113	0,810	52,0
	dU = 0,05 M ^{0,351}	115	0,922	30,1
	LF = 0,56 M ^{0,342}	105	0,865	50,3
	dF = 0,04 M ^{0,383}	106	0,941	34,1
	LT = 1,05 M ^{0,376}	104	0,865	153,1
Nudds 2007	L _{brazo total} = 0,3 M ^{0,42}	306	0,884	58,0
	LH = 0,1 M ^{0,45}	748	0,884	44,3
	LU = 0,1 M ^{0,43}	743	0,792	51,9
	L _{mano} = 0,09 M ^{0,39}	306	0,846	58,8
Liu <i>et al.</i> , 2012	M = 0,1723 LH ^{1,733}	422	0,851	66,4
	M = 17,26 dT ^{2,159}	422	0,865	-
Field <i>et al.</i> 2013	M = 2 HAF ^{2,44}	863	0,988	13,0 †

Tabla 3.1. Ecuaciones de regresión simple publicadas para estimar la masa corporal (M) en aves extintas. N : tamaño muestral usado para generar el modelo en el estudio original. R^2 : coeficiente de determinación. Los valores de $|\%MPE|$ se calcularon aplicando cada función a nuestra base de datos de neognatas. *Tamaño muestral en número de especies. † $|\%MPE|$ obtenido por los autores. Abreviaturas de las medidas en Cap.2I, ap. 2.1, además de la longitud esquelética total del brazo ($L_{\text{brazo total}}$), la longitud esquelética total de la mano (L_{mano}), diámetro de la diáfisis del fémur y longitud del eje mayor de la faceta glenoidea del coracoides (HAF).

2. Fuentes de error en las ecuaciones alométricas

2.1. Sesgos procedentes de la muestra de aves modernas

Para obtener ecuaciones de regresión más apropiadas desde un punto de vista estadístico, la muestra y las variables de la base de datos han de ajustarse a los requisitos de normalidad y homocedasticidad, pues su incumplimiento da lugar a predicciones poco fiables (Cap.2, ap.3). Como ya se mencionó, la transformación logarítmica de los datos mejora el cumplimiento de ambas asunciones. Sin embargo, existen otros factores que pueden afectar significativamente a los modelos predictivos, como la interdependencia de los casos dentro de la muestra (tercera asunción paramétrica), una desigual representación taxonómica, la correlación entre las variables dentro de un modelo RM o el efecto adaptativo sobre las variables.

Representación taxonómica

La representatividad de los diferentes taxones avianos que se incluyen en la base de datos es importante para evaluar la validez estadística y fiabilidad de las predicciones (ver Smith 2002). Tanto las limitaciones en la disponibilidad de material durante el muestreo como las diferencias de diversidad taxonómica existentes entre los grupos de aves, pueden traducirse en una muestra cuya distribución taxonómica (por ejemplo, de especímenes por especies o de especies por familias) sea desigual. Esto podría sesgar el ajuste de las regresiones en caso de que los taxones (vg. familias) infrarrepresentados no se distribuyan aleatoriamente sobre la recta de regresión, ya que en ese caso la función reflejaría el comportamiento de aquellas familias mejor representadas en la muestra.

Mendoza *et al.* (2006) y De Esteban-Trivigno *et al.* (2008) analizaron el efecto de la desigualdad taxonómica sobre las predicciones de M en ungulados y otros mamíferos. Para ello realizaron un pesaje de los taxones, forzando a las regresiones a considerar a cada familia con idéntica contribución en el ajuste, independientemente de las especies que contuviera. Ambos trabajos mostraron un aumento del poder predictivo al ponderar de esta forma las regresiones. En cambio, en un trabajo posterior de De Esteban-Trivigno y Kohler (2011) sobre bóvidos no se apreciaron diferencias significativas entre los modelos brutos y los ponderados. No obstante, conviene mencionar que la familia Bovidae, comparada con el conjunto de los ungulados (que comprenden especies pertenecientes a dos órdenes de mamíferos, las cuales se distribuyen desigualmente en 13 familias), muestra un rango de variación morfológica mucho más estrecho y una distribución más equitativa de sus especies entre las tribus que la integran. Por tanto, someter a prueba el efecto de la ponderación según la diversidad de los grupos en las regresiones puede informar sobre la capacidad de generalización y el poder predictivo de la muestra a la hora de obtener estimaciones de masa corporal que minimicen los efectos de la desigualdad taxonómica. Sin embargo, el efecto de la representatividad de los taxones sobre modelos predictivos nunca se ha testado para una muestra taxonómicamente amplia de aves modernas.

Multicolinealidad

Otra limitación de los ajustes surge del hecho de que las variables morfológicas de una base de datos están correlacionadas entre sí normalmente (Quinn y Keough 2001, Christiansen 2002). Ello representa un sesgo potencial en los modelos RM (ver Cap. 2, ap. 3.2), pues puede dar como resultado pendientes de regresión inestables y aumentar los intervalos de confianza de los parámetros obtenidos en el ajuste (Mitchell-Olds y Shaw 1987, Bowerman y O'Connell 1990, Philippi 1993, Graham 2003). Aunque la existencia de información redundante no impide obtener modelos que se ajusten bien a los datos y que tengan un alto poder predictivo (Rawlings *et al.* 1998), es importante evaluar el efecto de la multicolinealidad sobre la variable respuesta (M) comparando los modelos RM con otros que no presenten colinearidad, como las regresiones simples (RS), que al ser modelos univariantes no la presentan, y las regresiones de componentes principales (RCP), que son modelos multivariantes de naturaleza no colinear, pues los CP no se correlacionan entre sí (ver Jolliffe 1982, Rawlings *et al.* 1998, Graham 2003).

La comparación entre los modelos RM y los RCP obtenidos por Atanassov y Strauss (2002) muestra un resultado ambiguo: para su muestra completa de aves, el modelo de regresión múltiple tuvo mayor poder predictivo; en cambio, en el resto de las bases de datos que sometieron a prueba (cocodrilos, murciélagos, halcones y gaviotas) la regresión de componentes principales fue superior. Pese a ello, el efecto de la colinealidad sobre los modelos predictivos de RM derivados desde variables morfológicas no se ha testado empíricamente.

Independencia filogenética

Otra fuente potencial de error en los modelos deriva de la ausencia de independencia estadística dentro de la muestra, como consecuencia de las relaciones filogenéticas entre las especies (ver Cap.2, ap.5). Debido al legado histórico, es esperable que aquellas especies más estrechamente emparentadas sean también más semejantes entre sí. Este fenómeno se puede contrastar para un determinado carácter, indicando si presenta o no señal filogenética. En el caso de aquellos caracteres que sí la presentan, la dependencia estadística de la muestra puede reducir los grados de libertad para contrastar las hipótesis, disminuir la potencia estadística y afectar a la estimación de los parámetros de los modelos (Harvey y Pagel 1991, Garland, Harvey y Ives 1992). Sin embargo, el uso en estos modelos de caracteres libres de señal filogenética sería estadísticamente inapropiado, no suponiendo ningún tipo de mejora respecto a las técnicas convencionales no filogenéticas, como OLS (Revell 2010). Por ello, el efecto de las relaciones de parentesco entre especies de neognatas de la muestra sobre los modelos predictivos de masa corporal se debe contratar y, caso de ser significativo, emplear entonces modelos corregidos filogenéticamente.

El método de contrastes independientes (CI; Felsenstein 1985) se ha usado ampliamente para controlar el efecto filogenético en diferentes grupos de organismos. Por ejemplo, la corrección filogenética mejoró los modelos alométricos para la tasa metabólica basal de los mamíferos, usando contrastes independientes (Symonds y Elgar 2002, Clarke *et al.* 2010) y otros métodos (Duncan *et al.* 2007). En cambio, el estudio de los carnívoros arctoideos de Figueirido *et al.* (2010) muestra que la relación alométrica de la morfología craneomandibular y el tamaño se pierde al aplicar los contrastes, es decir, que se debía a la filogenia del grupo. Vanhooydonck *et al.* (2014) analizaron la velocidad, la aceleración y la resistencia en lacértidos mediante

correlación y regresión múltiple, no obteniendo diferencias entre los modelos OLS y los derivados de contrastes. Por otra parte, en trabajos desarrollados sobre aves, la corrección filogenética no ha mejorado los modelos alométricos para los huesos del ala (Nudds 2007), ni para el área frontal del cuerpo (Nudds y Rayner 2006) o el diámetro del raquis de las plumas primarias (Wang *et al.* 2012). No obstante, sus resultados se deben tomar con cautela, ya que los tres estudios aplicaron el método de contrastes usando un cladograma con longitud de rama igual a uno. Esta longitud de rama, junto a la evolución *Browniana* del carácter (asumida al usar el método CI), conlleva que se asuma la evolución del grupo estudiado según un modelo de equilibrios intermitentes (Díaz-Uriarte y Garland 1996), lo que es incorrecto para el clado de las aves modernas, tal y como muestran los estudios de filogenias moleculares (vg. Van Tuinen *et al.* 2000, Ericson *et al.* 2006, Hackett *et al.* 2008). Finalmente, en otro trabajo llevado a cabo por Allen *et al.* (2013) tampoco se hallaron diferencias significativas entre modelos corregidos y no corregidos mediante CI para el cambio alométrico en la posición del centro de masas entre linajes de arcosaurios (incluyendo aves basales).

Efecto adaptativo

La forma de los huesos no depende solo del tamaño del ave y de su legado filogenético, sino que también está lógicamente influenciada por factores ecológicos y, más concretamente, al tratarse de huesos apendiculares, por su modo de locomoción. Este efecto se puso de manifiesto, por ejemplo, en el estudio realizado por Egi (2001) para estimar la masa corporal de carnívoros extintos a partir de medidas osteológicas. En dicho trabajo se obtuvieron estimaciones más precisas a partir de las regresiones basadas en cada grupo de locomoción que en aquellas derivadas del conjunto de la muestra analizada del orden Carnivora.

En esa línea, todo un conjunto de estudios han puesto de manifiesto una serie de diferencias ecomorfológicas entre las aves actuales, por ejemplo en lo relativo a la forma de la fúrcula (Hui 2002, Close y Rayfield 2012) y del esternón (Düzler *et al.* 2006), en las proporciones y la morfología de los elementos esqueléticos del ala (Middleton y Gatesy 2000, Nudds *et al.* 2007, Simmons 2010, Wang *et al.* 2011) o de las extremidades posteriores (Feduccia 1993, Gatesy y Middleton 1997, Hopson 2001, Pike y Maitland 2004), así como en ambos conjuntamente (Habib y Ruff 2008, Hinić-Frlog y Motani 2010, Bell y Chiappe 2011). Este componente adaptativo se estudiará en

profundidad en el capítulo 5 al analizar la morfología esquelética de las alas. Sin embargo, es un factor que se debe tener en cuenta para estimar adecuadamente la masa corporal, pues su efecto sobre las variables predictoras podría sesgar los resultados. Así, por ejemplo, el estudio de Bell y Chiappe (2011) mostró que las aves corredoras (terrestres y limícolas) presentan una diferencia morfológica con el resto de las aves que se debe principalmente a la mayor longitud de su tarsometarso (Tabla 2: CP2, en dicho estudio). Por tanto, el uso de esta variable (LTMT) por sí sola no daría estimaciones adecuadas de la masa corporal de un ave. Pese a todo ello, no se han publicado, hasta el momento, análisis que permitan cuantificar el efecto ecológico-adaptativo sobre los modelos de predicción de masa corporal dentro del taxón de las aves.

2.2. Sesgos inherentes a los taxones basales

En su extensa revisión sobre estimación de masas en los estudios paleontológicos, Smith (2002) aseveró: *“De todas las consideraciones para diseñar un análisis que produzca predicciones válidas, una cuestión es prioritaria sobre las demás. El taxón extinto cuyo valor se va a predecir debe ser miembro del taxón al que pertenece la muestra usada para generar la ecuación de predicción. Si este criterio no se cumple, todas las interpretaciones biológicas sobre el valor estimado serán erróneas y el análisis será probablemente una pérdida de tiempo”*. Esta aseveración es demasiado excluyente, ya que entre grupos extintos y modernos que pertenecen al mismo taxón monofilético se pueden efectuar inferencias funcionales a partir de sus estructuras homólogas (ver Cap.2: Fig. 1.1). Si se tomara al pie de la letra, solo se podrían hacer predicciones (en realidad, retrodicciones) sobre organismos extintos que pertenecieran a linajes con representantes actuales (Smith trabaja con primates) y, por tanto, no se podría aceptar ninguna estimación de M de los linajes de aves extintas. Sin embargo, hay ciertamente una incertidumbre considerable cuando se lleva a cabo esta *extrapolación filogenética*, es decir, cuando se emplean modelos derivados desde *crown-taxa* sobre *stem-taxa* (Henderson 1999, Carrano 2001, Smith 2002, Packard *et al.* 2009, Campione y Evans 2012, Field *et al.* 2013). Este aspecto se debe tratar como una fuente de error potencial importante, aunque a menudo no se tenga en cuenta a la hora de hacer retrodicciones.

Escalamiento alométrico de las aves basales

Dado que, obviamente, no es posible examinar directamente la relación entre las dimensiones esqueléticas y la masa corporal de un espécimen de ave basal extinta, las ecuaciones de predicción derivadas desde las aves modernas deben asumir un patrón de escalado alométrico similar entre cualquier ave basal y las modernas. Pero no solo se asume un escalado similar al de las aves modernas. Además, cuando se emplea una misma ecuación alométrica para estimar M en individuos pertenecientes a diferentes taxones basales de aves del Mesozoico, también se asume un escalamiento alométrico similar entre tales taxones extintos (vg. para Archaeopterygidae, Jeholornithidae, los miembros basales de Pigostylia, Enantiornithes y los miembros basales de Ornithuromorpha), pese a su relación parafilética. Hasta el momento, los estudios que han estimado M en aves basales (con diferentes objetivos) han asumido un escalado alométrico similar para la longitud del fémur (Yalden 1984, Sanz *et al.* 2002, Turner *et al.* 2007, Hone *et al.* 2008, Butler y Goswami 2008, Peters y Peters 2009, Nudds y Dyke 2010, Wang *et al.* 2012, Balanoff *et al.* 2013, Chinsamy *et al.* 2013, Chiappe *et al.* 2014), la diáfisis del fémur (Elzanowski 2002, Longrich 2006, Nudds y Dyke 2010), la longitud del eje mayor de la faceta glenoidea del coracoides (Longrich *et al.* 2011), la diáfisis del coracoides (Brown *et al.* 2013), la longitud del húmero y la diáfisis de la tibia (Yalden 1984, Liu *et al.* 2012). En algunos casos las estimaciones obtenidas a partir de una misma variable difieren sustancialmente si se aplican las diferentes ecuaciones alométricas publicadas (ver, por ejemplo, Chinsamy *et al.* 2013, Chiappe *et al.* 2014). Del mismo modo, las estimaciones para el mismo espécimen varían cuando se calculan a partir de variables diferentes (ver Yalden 1984, Liu *et al.* 2012), lo que se puede deber a que la morfología esquelética de las extremidades se encuentra fuertemente influenciada por la dinámica de locomoción del ave.

Este escalamiento alométrico no ha de ser necesariamente similar en los taxones basales, debido al papel desempeñado por la contingencia histórica y los cambios adaptativos a lo largo del linaje de las aves. Específicamente, aquellos modelos predictivos derivados desde el “grupo corona” que incorporan variables medidas sobre rasgos apomórficos pueden resultar en estimaciones sobre la masa de aves basales poco realistas. Por ejemplo, el trabajo ya mencionado de Field *et al.* (2013), en el que se obtuvo un modelo altamente predictivo para las neognatas, se basa en la longitud del eje mayor de la faceta glenoidea del coracoides (*HAF*), que es una variable muy conservada

entre las aves actuales. Sin embargo, en el curso de la evolución del linaje aviano, la articulación del hombro ha experimentado variaciones en la disposición y morfología de los huesos, así como en la orientación de la fosa glenoidea, desde algunos taxones basales hasta las aves modernas (vg. Jenkins 1993, Chiappe *et al.* 1999, Hou 2001, Chiappe y Witmer 2002, Senter 2006, Baier *et al.* 2007, Chiappe 2007). Por tanto, es esperable que la regresión con *HAF* proporcione estimaciones de *M* poco realistas para las aves mesozoicas. En definitiva, para obtener inferencias adecuadas habrá de obtenerse un modelo para cada taxón basal, que incluya aquellas variables en las que dicho taxón presente un escalamiento alométrico similar al de las neognatas, de las se derivan finalmente dichos modelos. Pese a su trascendencia en las estimaciones finales, estas diferencias de escalado para los huesos nunca se han tenido en cuenta, ni se han ajustado modelos específicos para cada taxón basal.

Efecto tafonómico

A todo lo anterior se suma el hecho de que los fenómenos fósildiagénéticos pueden alterar las dimensiones osteológicas en un grado variable, siendo las anchuras de las diáfisis y epífisis las variables que se pueden ver más afectadas por los factores de compresión. Esto podría resultar en estimaciones de masa poco realistas para muchas aves mesozoicas. Diversos estudios han tratado de evitar este problema usando ecuaciones alométricas que incorporan como variables medidas longitudinales (vg. Yalden 1984, Sanz *et al.* 2002, Turner *et al.* 2007, Hone *et al.* 2008, Butler y Goswami 2008, Peters y Peters 2009, Nudds y Dyke 2010, Wang *et al.* 2012, Balanoff *et al.* 2013, Chinsamy *et al.* 2013, Chiappe *et al.* 2014), pese al hecho de que estas funciones son menos predictivas que aquellas derivadas desde variables de la diáfisis (ver Tabla 3.1). Dado que algunos restos fósiles se encuentran más alterados que otros, el efecto de la compresión de los huesos también tiene se ha de tener en cuenta en la predicción particular realizada sobre cada espécimen.

Procedimiento y estimaciones

3. Obtención de los modelos

En primer lugar, se obtuvieron las regresiones simples derivadas de cada variable osteológica (Tabla 3.2). En las variables de las extremidades posteriores se puede observar que los diámetros de la diáfisis del fémur ($dFap$ y $dFml$) se correlacionan mejor con M que las variables longitudinales (LF , LT , $LTMT$). Esta característica se debe a que las extremidades posteriores soportan el peso mediante esfuerzos de flexión y compresión (De Margerie *et al.* 2005, Farke y Alicea 2009), a los que en el caso del fémur se unen también los de torsión (Carrano y Biewener 1999). Según la teoría de vigas, el diámetro de la diáfisis será proporcional al esfuerzo que soporta (ver Cap.1, ap. 2.3) y, por tanto, lo será a la masa corporal del ave.

En la extremidad anterior, la variable que se correlaciona mejor con M ($R^2 = 0,940$) es el diámetro antero-posterior de la diáfisis de la ulna (dU), cuyo valor, al igual que en el caso anterior, es proporcional al peso que soporta. En este caso, los esfuerzos a los que se ve sometida la ulna durante el vuelo son principalmente torsionales y flectores (ver Cap.1, ap.2.3). La diáfisis del húmero (dH) también soporta tales esfuerzos para sustentar al ave, pero sin embargo su relación con M es menos estrecha ($R^2 = 0,908$), lo que se podría deber a que dH se relaciona más con la maniobrabilidad y el tipo de vuelo que dU .

Las medidas que incorporan distintos elementos y segmentos óseos aumentan la consistencia de las predicciones (Gingerich 1990) y, en el caso de las aves, este efecto puede ser incluso mayor, ya que los esfuerzos para soportar el peso en las extremidades posteriores y las alas son diferentes. Por tanto, es esperable que un modelo de regresión múltiple dé mejor resultado que los modelos simples. Por ello, se procedió a obtener la RM para la muestra de aves modernas, con objeto de compararla con las RS y contrastar en ella los tres sesgos de naturaleza estadística que ya mencionados: representación taxonómica, multicolinealidad e independencia de los casos. A partir de las variables de la tabla 3.2 (exceptuando a $UHcm$, $ULcm$, LDI , $LDII_1$ y $LDII_2$), se derivó el modelo RM

mediante el método *stepwise*, que selecciona las variables cuyos coeficientes de regresión parcial aportan más al modelo global (ver Cap.2, ap.3.2).

variables X	N	$\log a$	b	R^2	%SEE
<i>LH</i>	485	-4,005	1,947	0,904	60,4
<i>Lcdp</i>	494	-2,838	1,891	0,899	62,0
<i>Lcb</i>	494	-2,503	2,063	0,914	56,2
<i>edH</i>	494	-3,140	2,551	0,884	67,8
<i>dH</i>	489	-2,165	2,481	0,908	58,8
<i>LU</i>	464	-4,269	2,044	0,845	82,9
<i>epU</i>	488	-2,815	2,736	0,905	60,0
<i>edU</i>	487	-2,760	2,649	0,929	50,1
<i>dU</i>	489	-2,079	2,715	0,940	45,2
<i>UHcm</i>	440	1,77	1,67	0,81	94,8
<i>ULcm</i>	440	0,48	1,577	0,798	98,9
<i>LR</i>	467	-4,062	1,966	0,832	86,1
<i>dR</i>	471	-1,107	1,966	0,885	67,0
<i>LCMC</i>	480	-4,041	2,256	0,910	57,9
<i>HCMC</i>	491	0,059	2,546	0,907	59,2
<i>dMCII</i>	490	-1,646	2,701	0,874	71,2
<i>DCMC</i>	472	-2,589	2,710	0,840	83,8
<i>LDI</i>	428	0,409	1,967	0,892	62,2
<i>LDII₁</i>	475	-0,481	2,462	0,843	82,4
<i>LDII₂</i>	403	0,511	1,758	0,727	114,5
<i>LF</i>	480	-4,806	2,660	0,859	76,8
<i>dFml</i>	479	-1,805	2,373	0,929	49,8
<i>dFap</i>	480	-1,785	2,330	0,953	38,9
<i>LT</i>	464	-5,070	2,477	0,839	84,4
<i>LTMT</i>	484	-3,623	1,920	0,589	165,2

Tabla 3.2. Ecuaciones de regresión simple OLS entre M (variable Y) y cada una de las variables esqueléticas (variables X). En negrita se marcan las dos variables con un coeficiente de determinación (R^2) más alto y un menor error estándar (%SEE). N indica el tamaño muestral. Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap. 2, ap. 2.1.

La RM obtenida para las neognatas de la muestra (RM-Neo) seleccionó finalmente 10 variables predictoras, siendo su proporción N/p claramente superior a 10, lo que indica que el modelo está respaldado por un número adecuado de datos (Darlington 1990). Este modelo obtuvo un coeficiente de determinación ajustado notablemente superior al de las regresiones simples ($R^2_{adj} = 0,981$) y un error estándar bastante menor (%SEE = 23,5):

$$\begin{aligned}
 \text{[RM-Neo]} \quad \log M = & -2,765 + 1,012 \log LH + 0,339 \log Lcb + 0,494 \log dH + \\
 & 0,492 \log epU + 0,493 \log edU - 1,13 \log LR - 0,325 \log DCMC + \\
 & 0,65 \log dFap + 0,915 \log LT - 0,496 \log LTMT
 \end{aligned}$$

3.1. Control de sesgos estadísticos

Representación taxonómica

La muestra de aves modernas usada en este estudio tiene una amplia representación taxonómica, pues de cada especie se tomó un número similar de individuos (entre tres y cinco en la mayoría de los casos). Sin embargo, el número de especies presentes se distribuye desigualmente según familias (ver Cap.2: tabla 2.3), lo que significa que algunas familias están sobrerrepresentadas en la base de datos respecto a otras. Por ejemplo, Anatidae y Accipitridae presentan 10 y 7 especies, respectivamente, mientras que otras familias, como Otidae y Cinclidae, están representadas por una sola especie. Como se ha mencionado ya, esta divergencia podría dar lugar a ajustes de regresión en los que las familias sobrerrepresentadas influyan mucho más y, por tanto, los modelos reflejen el comportamiento de dichas familias. Para evaluar este sesgo se ajustaron las funciones maximizando la igualdad taxonómica de la muestra (funciones ponderadas) y se compararon con las funciones obtenidas de los datos brutos. Como el número de especímenes muestreados por especie es similar, el pesaje se hizo entre según la distribución de especímenes por familias. Para maximizar la igualdad taxonómica, el valor ponderado de la variable para cada espécimen ($x_{i \text{ pesado}}$) se obtuvo multiplicando el valor bruto (x_i) por el número medio de especímenes por familia de la muestra (N_{ind}/N_{fam}) y, a continuación, dividiéndolo por el número total de especímenes dentro de su familia (n_{ind}):

$$X_{i \text{ pesado}} = x_i \frac{N_{ind}}{N_{fam} \cdot n_{ind}}$$

Este procedimiento garantiza que cada familia contribuya igualmente a las funciones, independientemente del número de especímenes que aporte a la muestra (Mendoza *et al.* 2006).

El efecto del pesaje taxonómico sobre las regresiones derivadas se evaluó, en primer lugar, comparando los modelos ponderados y brutos en la RM-Neo, en las RS

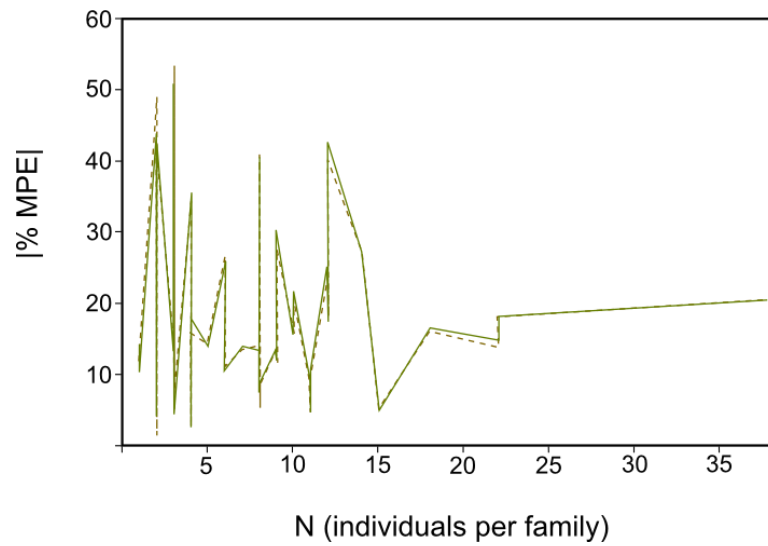
derivadas de las dos variables que mejor se correlacionan con la masa (dU y $dFcc$) y también en la RS derivada de la longitud del húmero (LH), ya que esta última es la variable que se ve menos afectada por el factor ecológico, como se discutirá más adelante. La tabla 3.3 muestra que, tras el pesaje de los especímenes, el coeficiente R^2 de los modelos se mantiene prácticamente inalterado y el error de predicción (%MPE) aumenta levemente. Además, el efecto del pesaje no altera la distribución de los residuales de la M estimada desde la RM-Neo para las familias de la muestra (Figura 3.4A), ni tampoco el patrón de variación de los valores de %MPE respecto a las diferencias en número de individuos por familia (Figura 3.4B). Por ello, la ausencia de sesgos resultantes de las diferencias en número de especímenes y especies dentro de las familias indica que las variables se distribuyen aleatoriamente dentro de las familias sobre- e infrarrepresentadas en la base de datos. Así, dado que la ponderación taxonómica de las funciones no aumenta la robustez del modelo ni su poder predictivo, no es necesario realizarla. Por tanto, en adelante solo se presentarán las regresiones brutas, sin pesaje.

Variable/s X		N	R^2	%SEE	[%MPE]
LH	Sin pesaje	486	0.904	60.4	42.2
	Con pesaje	479	0.909	62.2	44.8
dU	Sin pesaje	489	0.94	45.2	32.9
	Con pesaje	480	0.947	44.5	35.5
dFap	Sin pesaje	480	0.953	38.9	30.5
	Con pesaje	473	0.956	39.4	33.0
RM-Neo	Sin pesaje	400	0.981	23.5	16.2
	Con pesaje	406	0.982	23.6	17.0

Tabla 3.3. Efecto de la ponderación taxonómica sobre la mejor ecuación OLS de regresión múltiple (RM-Neo) y sobre las dos mejores regresiones simples (dU y $dFap$). Se incluye además el efecto sobre la RS ajustada a partir de la variable LH . N indica el tamaño muestral y R^2 es el coeficiente de determinación. Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap. 2, ap. 2.1.

3. ESTIMACIÓN DE MASAS Y EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN AVES BASALES

A



B

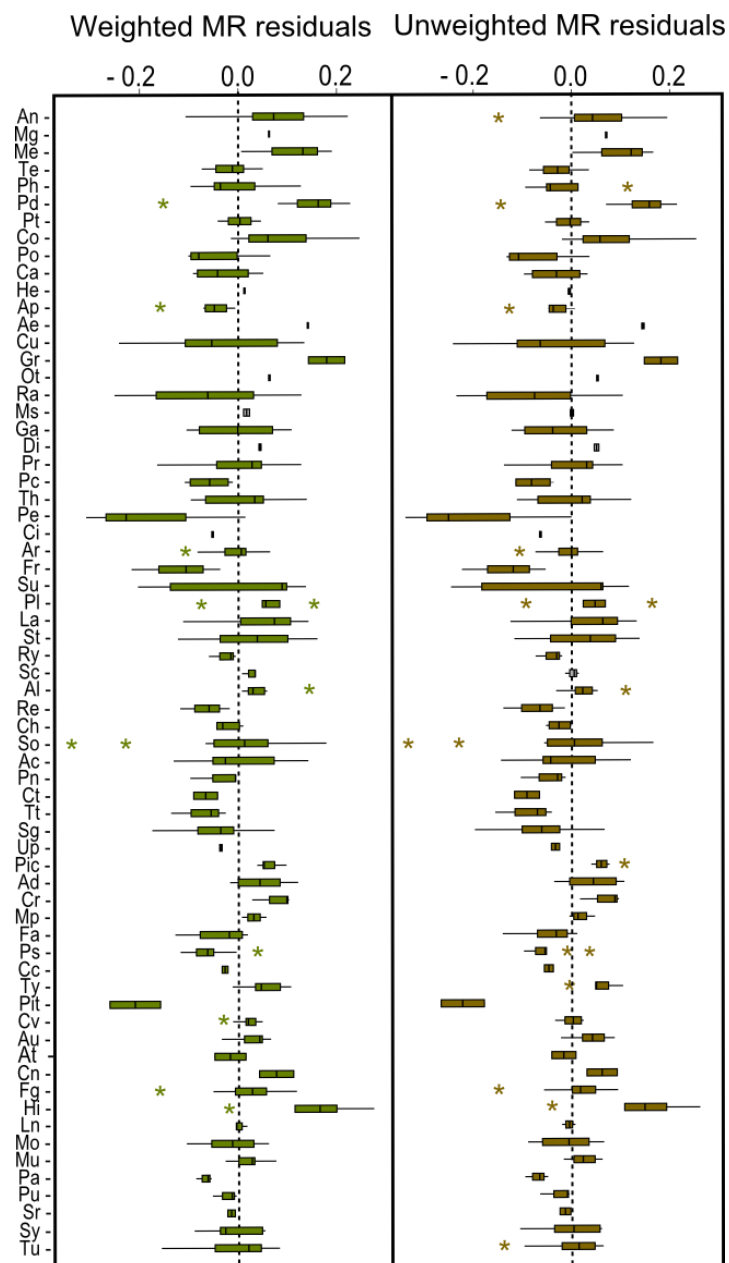


Figura 3.2. Efecto del pesaje taxonómico sobre RM-Neo. **(A)** Diagrama que muestra la variación de $|\%MPE|$ con el incremento del número de individuos por familia. La línea discontinua representa los valores para RM-Neo sin pesaje taxonómico y la gris los valores tras realizar la ponderación. **(B)** Distribución de los residuales para los datos ponderados y sin ponderar a nivel de familia. Cada caja representa una familia. La longitud de las cajas indica el rango intercuartil (los percentiles del 25 y 75%). Las líneas horizontales indican el límite de confianza entre el 5 y el 95%. Los asteriscos señalan a los individuos se salen de este rango (outliers). Abreviaturas para las familias: Ac-Accipitridae, Ad-Alcedinidae, Ae-Aegothelidae, Al-Alcidae, An-Anatidae, Ap-Apodidae, Ar-Ardeidae, At-Artamidae, Au-Alaudidae, Ca-Caprimulgidae, Cc-Cacatuidae, Ch-Charadriidae, Ci-Ciconiidae, Co-Columbidae, Cn-Cinclididae, Cr-Coraciidae, Ct-Cathartidae, Cu-Cuculidae, Cv-Corvidae, Di-Diomedidae, Fa-Falconidae, Fg-Fringillidae, Fr-Fregatidae, Ga-Gaviidae, Gr-Gruidae, He-Hemiprocidae, Hi-Hirundinidae, La-Laridae, Ln-Lanidae, Me-Meleagridae, Mg-Megapodidae, Mo-Motacillidae, Mp-Meropidae, Ms-Musophagidae, Mu-Muscicapidae, Ot-Otididae, Pa-Paridae, Pc-Pelecanoididae, Pd-Podicipedidae, Pe-Pelecanidae, Ph-Phasianidae, Pic-Picidae, Pit-Pittidae, Pl-Phalacrocoracidae, Pn-Pandionidae, Po-Podargidae, Pr-Procellariidae, Ps-Psittacidae, Pt-Pteroclididae, Pu-Prunellidae, Ra-Rallidae, Re-Recurvirostridae, Ry-Rynchopidae, Sc-Stercoriidae, Sg-Strigidae, So-Scolopacidae, Sr-Sturnidae, St-Sternidae, Su-Sulidae, Sy-Sylviidae, Te-Tetraonidae, Th-Threskiornithidae, Tt-Tytonidae, Tu-Turdidae, Ty-Tyrannidae, Up-Upupidae.

Multicolinealidad

Para contrastar el efecto de la correlación entre las variables morfológicas que componen el modelo RM-Neo, dicho modelo se comparó con tres modelos simples no colineales (de nuevo LH , dU y $dFcc$) y con una regresión de componentes principales (RCP), que es un modelo multivariable no colinear. Para llevar a cabo la regresión RCP, en primer lugar se efectuó un análisis de componentes principales sobre las variables esqueléticas de la tabla 3.2 (excepto LcH , $UHcm$, $ULcm$, LDI , $LDII_1$ y $LDII_2$). A continuación, se llevó a cabo una regresión múltiple de M sobre todos los componentes principales obtenidos. Mediante el método de inclusión por pasos, se seleccionaron aquellos CP cuyas pendientes parciales eran significativamente distintas de cero (ver detalles en Rawlings *et al.* 1998).

Los resultados para comparar los modelos aparecen en la tabla 3.4. Se puede apreciar que las variables predictoras del modelo de RM-Neo se ven afectadas de una colinealidad elevada, tal y como indican los valores de FIV (factor de inflación de la varianza; ver Cap.2, ap.3.2). En comparación a los modelos no colineales (RS y RCP), los efectos de la redundancia se reflejan en la inflación de los intervalos de confianza de los parámetros, lo que podría derivar en un aumento de grado de incertidumbre asociado a las predicciones finales (Quinn y Keough, 2001). Sin embargo, ya que los intervalos de las predicciones se calcularon con el valor de $\%MPE$ (como se verá más adelante) y no desde los parámetros, este problema se pudo evitar. Pese al efecto de la redundancia,

la ecuación RM-Neo presenta la mayor potencia predictiva, mostrando un valor de %MPE ligeramente menor que el del modelo RCP (tabla 3.4). Este resultado coincide con el de Atanassov y Strauss (2002), quienes obtuvieron también una mayor capacidad predictiva en sus modelos RM que en los RCP para su muestra completa de aves. Por tanto, se confirma la aseveración de Rawlings *et al.* (1998), quienes indicaron que la presencia de colinearidad no impide obtener modelos que permitan ajustar bien los datos y, a la vez, tengan una potencia predictiva elevada (contra Tabachnick y Fidell 1996).

Modelo de regresión	Variables X	N	R ² _{aj}	b (± 95% I.C.)	log a (± 95% I.C.)	FIV	%MPE _{vs}	%MPE
Simple (RS)	HL	486	0.904	1.947 (± 0.057)	-4.005 (± 0.101)	1.0	42.2	40.1
Simple (RS)	dUW	489	0.940	2.715 (± 0.061)	-2.079 (± 0.036)	1.0	32.9	30.6
Simple (RS)	dFWcc	480	0.953	2.330 (± 0.046)	-1.785 (± 0.027)	1.0	30.5	25.8
Simple (RS)	PC 1	382	0.949	0.642 (± 0.015)	-0.572 (± 0.015)	1.0	33.1	28.7
Múltiple (RM-Neo)	LH	400	0.981	1.012 (± 0.242)	-2.765 (± 0.195)	71.8	16.2	15.9
	Lcb			0.339 (± 0.155)		26.1		
	dH			0.494 (± 0.236)		41.9		
	epU			0.492 (± 0.249)		38.6		
	edU			0.493 (± 0.296)		59.5		
	LR			-1.13 (± 0.198)		43.3		
	DCMC			-0.325 (± 0.183)		19.6		
	dFAP			0.65 (± 0.175)		27.4		
	LT			0.915 (± 0.233)		37.5		
	LTMT			-0.496 (± 0.135)		14.7		
Componentes principales (RCP)	PC 1	383	0.981	0.642 (± 0.009)	-0.571 (± 0.009)	1.0	17.6	16.4
	PC 3			0.034 (± 0.009)		1.0		
	PC 4			-0.05 (± 0.009)		1.0		
	PC 5			0.071 (± 0.009)		1.0		
	PC 6			-0.045 (± 0.009)		1.0		
	PC 8			-0.03 (± 0.009)		1.0		
	PC 9			0.01 (± 0.009)		1.0		
	PC 10			-0.023 (± 0.009)		1.0		
	PC 12			-0.015 (± 0.009)		1.0		
	PC 13			-0.032 (± 0.009)		1.0		
	PC 14			-0.011 (± 0.009)		1.0		
	PC 16			0.019 (± 0.009)		1.0		

Tabla 3.4. Efecto de la multicolinealidad. Parámetros para las tres mejores RS, para RM-Neo y para RCP. Los intervalos de confianza del 95% para la ordenada en el origen (a) y la pendiente (b) se muestran entre paréntesis. Las variables predictoras de RCP son aquellos componentes principales que se relacionaron con *M* mostrando pendientes parciales que sean significativamente diferentes de cero (a un nivel $p < 0,05$). *N* indica el tamaño muestral. R^2_{aj} es el coeficiente de determinación ajustado para el número de variables de cada modelo. $| \%MPE |_{vs}$ indica los valores de error de predicción calculados sobre la submuestra de validación (20% de los individuos de la muestra). FIV es el factor de inflación de la varianza, obtenido como $1 / 1 - R^2$. Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap. 2, ap. 2.1.

Finalmente, el modelo RCP, propuesto por algunos autores para evitar la redundancia (vg. Jolliffe 1982, Stone y Brooks 1990, Rawlings *et al.* 1998, Graham 2003), muestra un error de predicción muy bajo, similar al de RM-Neo. Sin embargo, pese a evitar la colinearidad, la regresión de componentes principales tiene una serie de inconvenientes, por los que finalmente se descartó: (1) los coeficientes de regresión de los CP son difíciles de interpretar, pues cada componente es una combinación lineal de todas las variables predictoras analizadas (Mitchell-Olds y Shaw 1987); (2) al no haberse tenido en cuenta todos los CP para el ajuste de la regresión, parte de la información de cada variable no se incluye en el modelo (Hadi y Ling, 1998); y (3) para la estimación de aves basales, los especímenes se deben incorporar al ACP antes de obtener sus proyecciones en los CP, lo que implica una ausencia de generabilidad del modelo, pues solo se puede aplicar a aquellos taxones que se incluyeron en el ajuste inicialmente. Por estas razones, el modelo de regresión múltiple es el más adecuado y, por tanto, el método empleado en las estimaciones realizadas en este tesis.

Independencia filogenética

El efecto de las relaciones de parentesco entre las especies modernas puede sesgar los modelos de regresión que se deriven de ella, ya que anula la asunción de independencia de la muestra. Si este efecto de interdependencia muestral es significativo hay que utilizar modelos corregidos filogenéticamente (Harvey y Pagel 1991). Para analizar este aspecto, en primer lugar se determinó la señal filogenética en cada una de las variables. Un test de 10.000 permutaciones (ver Cap.2, ap.5.2) sobre los taxones terminales del cladograma escalado de Neognathae (Cap.2: Fig. 2.9) resultó en que tanto *M* como todas las variables predictoras presentan una señal filogenética muy significativa ($p < 0,0001$). Por tanto, en este caso es apropiado usar modelos corregidos filogenéticamente (Revell 2010), como el de los contrastes independientes (CI).

Variable <i>X</i>	RS de las medias para especies $\log M = \log a + b \log x$					RS de los CI $\log M = b \log x \ (a = 0)$		
	$\log a$ (95% C.I.)		b (95% C.I.)		R^2	b (95% C.I.)		R^2
<i>LH</i>	-3,901	(-4,147, -3,658)	1,886	(1,756, 2,0175)	0,899	2,102	(1,949, 2,2466)	0,885
<i>Lcdp</i>	-2,783	(-2,9, -2,677)	1,844	(1,7599, 1,9352)	0,905	1,946	(1,8355, 2,0401)	0,900
<i>Lcb</i>	-2,479	(-2,583, -2,378)	2,044	(1,9412, 2,1473)	0,921	2,146	(2,006, 2,2745)	0,908
<i>edH</i>	-3,071	(-3,224, -2,928)	2,477	(2,3381, 2,6177)	0,891	2,394	(2,2838, 2,4962)	0,910
<i>dH</i>	-2,155	(-2,235, -2,075)	2,457	(2,3435, 2,5644)	0,914	2,319	(2,1947, 2,4332)	0,910
<i>LU</i>	-4,063	(-4,340, -3,79)	1,932	(1,7883, 2,0754)	0,846	2,026	(1,8702, 2,1786)	0,856
<i>epU</i>	-2,678	(-2,805, -2,5587)	2,595	(2,4536, 2,7358)	0,900	2,475	(2,3656, 2,5761)	0,923
<i>edU</i>	-2,680	(-2,8, -2,569)	2,570	(2,4457, 2,6994)	0,915	2,439	(2,325, 2,5377)	0,918
<i>dU</i>	-2,055	(-2,125, -1,986)	2,682	(2,5636, 2,7931)	0,933	2,559	(2,4237, 2,6721)	0,917
<i>LR</i>	-3,885	(-4,148, -3,651)	1,865	(1,7321, 2,0043)	0,838	1,976	(1,8113, 2,1392)	0,845
<i>dR</i>	-1,109	(-1,162, -1,047)	1,964	(1,825, 2,0829)	0,905	2,049	(1,923, 2,1792)	0,884
<i>LCMC</i>	-3,941	(-4,148, -3,746)	2,192	(2,0733, 2,3207)	0,903	2,313	(2,1506, 2,466)	0,901
<i>dMCI</i>	-1,599	(-1,675, -1,525)	2,618	(2,4504, 2,7839)	0,880	2,453	(2,2928, 2,618)	0,873
<i>DCMC</i>	-2,535	(-2,694, -2,367)	2,645	(2,4442, 2,8355)	0,818	2,472	(2,2795, 2,6699)	0,825
<i>LF</i>	-4,788	(-5,045, -4,528)	2,647	(2,4779, 2,8077)	0,831	2,690	(2,5353, 2,8635)	0,861
<i>dFap</i>	-1,813	(-1,876, -1,752)	2,360	(2,2443, 2,466)	0,927	2,393	(2,28, 2,5031)	0,932
<i>dFml</i>	-1,806	(-1,854, -1,753)	2,343	(2,2495, 2,4304)	0,952	2,409	(2,2948, 2,5128)	0,939
<i>LT</i>	-4,843	(-5,204, -4,455)	2,362	(2,1543, 2,5546)	0,824	2,391	(2,1684, 2,6166)	0,835
<i>LTMT</i>	-3,312	(-3,713, -2,862)	1,764	(1,4906, 1,9981)	0,588	1,844	(1,512, 2,1434)	0,618

Tabla 3.5. Comparación entre las regresiones OLS obtenidas para cada variable predictora usando los valores medios de cada especie y los valores corregidos filogenéticamente por el método CI. Este método asume una regresión a través del origen ($a = 0$). Todas las regresiones fueron estadísticamente significativas ($p < 0,01$). Todas las variables predictoras, así como la variable dependiente (M), mostraron una señal filogenética significativa ($p < 0,001$). Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap.2, ap. 2.1.

A continuación, se obtuvieron los valores medios intraespecíficos y los contrastes independientes (ver Cap.2, ap.5.3). Se ajustaron las regresiones de los CI de cada variable esquelética frente a los CI de la masa corporal. De esta forma se llevó a cabo una comparación entre el modelo de regresión simple ordinario (OLS) y el modelo de regresión de contrastes (CI). Todas las regresiones de CI frente a la masa corporal resultan muy significativas ($p < 0,01$), como en el caso de las RS ordinarias sin corregir filogenéticamente (Tabla 3.5). Los valores del coeficiente R^2 en ambos modelos son muy similares en todos los casos y, además, se observa un solapamiento entre los intervalos de confianza de las pendientes en los dos modelos. Esto indica que no hay

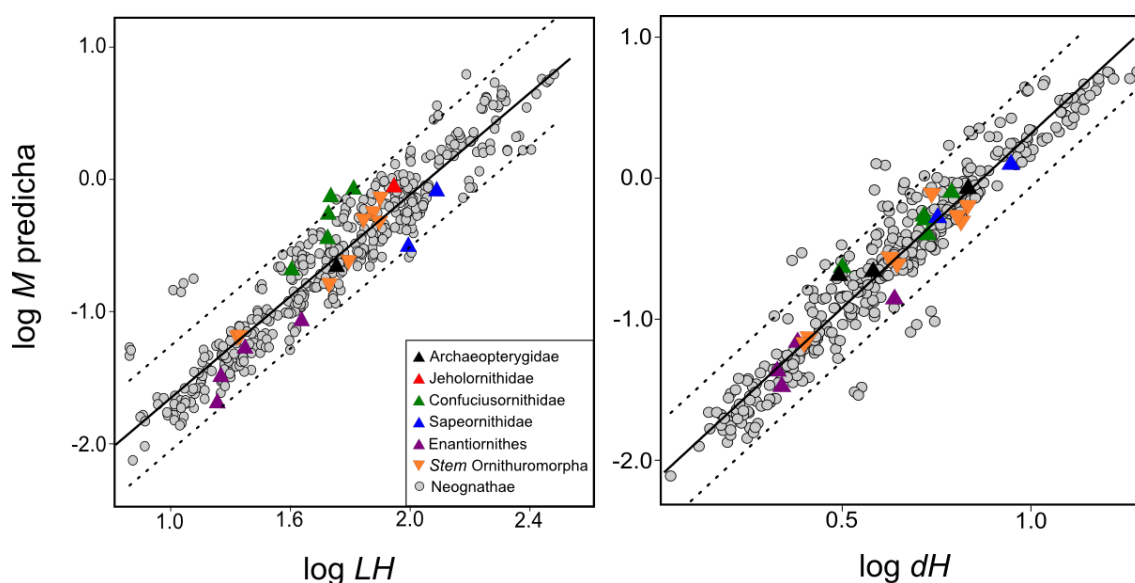
diferencias entre los modelos ordinarios y los obtenidos desde CI. Por lo tanto, el patrón morfológico representado por las especies muestreadas no depende de su filogenia y se puede considerar como estadísticamente independiente (*taxon-free*). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Allen *et al.* (2013) y Vanhooydonck *et al.* (2014), quienes tampoco encontraron diferencias significativas entre los modelos corregidos y no corregidos mediante CI para diferentes ecuaciones alométricas en arcosaurios (incluyendo aves basales) y lepidosaurios lacértidos, respectivamente. Igualmente, los resultados son comparables a los obtenidos en muestras de aves actuales que utilizan cladogramas con longitudes de ramas escaladas a uno, como los casos de los modelos alométricos para el área frontal del cuerpo (Nudds y Rayner 2006) y el diámetro del raquis de las plumas primarias (Wang *et al.* 2012). El trabajo de Nudds (2007), usando también un cladograma con longitud de rama unidad, tampoco encontró diferencias cuando corrigió filogenéticamente sus modelos de RS para las longitudes del húmero, la ulna y la mano. Esta evidencia es congruente con nuestros resultados, que sugieren que la filogenia no ha jugado un papel esencial en los patrones de escalado de los huesos apendiculares que soportan el peso corporal de las aves voladoras. Por tanto, los modelos RS y RM ordinarios obtenidos a partir de estas variables serán válidos pese a su no independencia muestral.

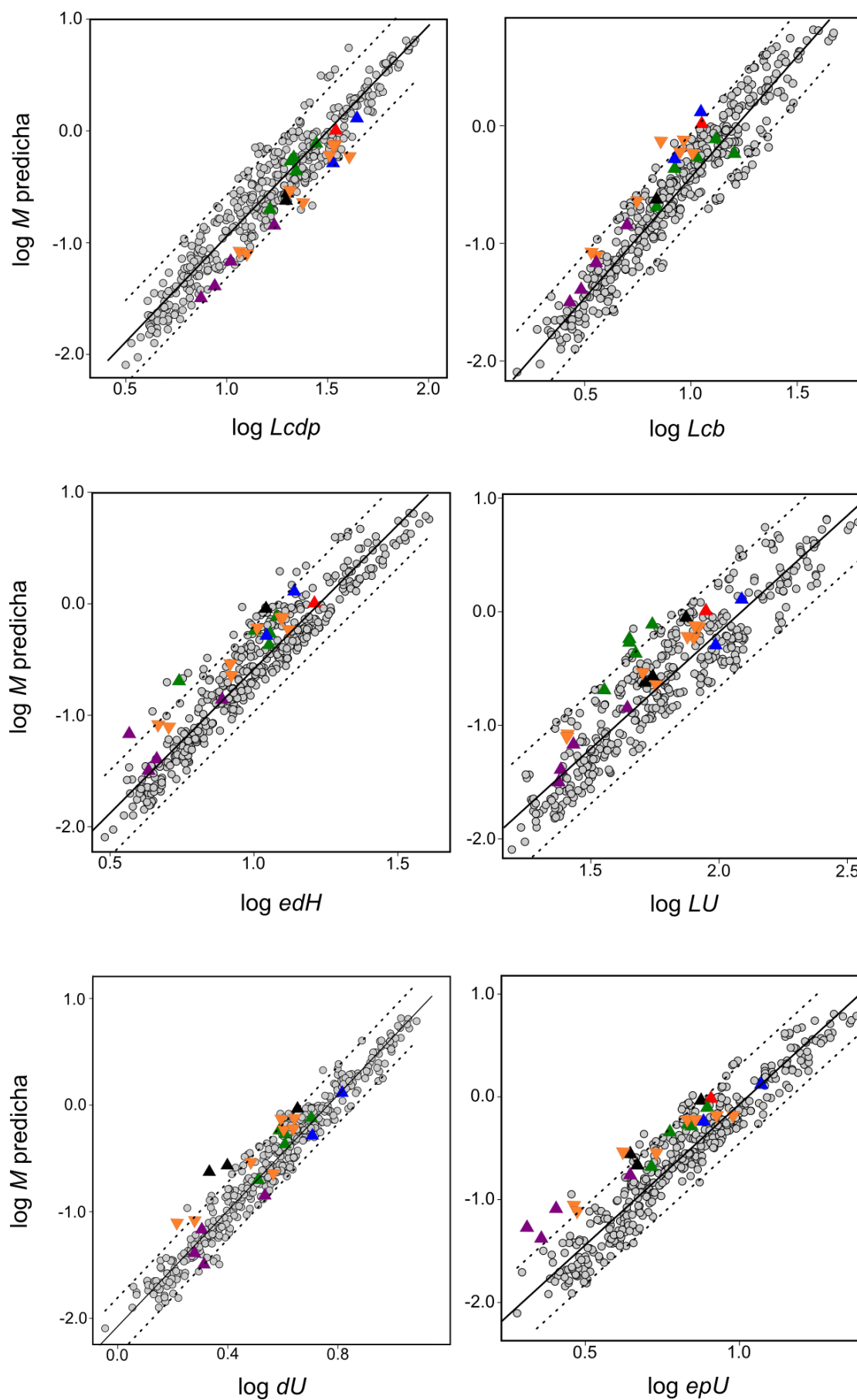
3.2. Control de sesgos procedentes de la estimación en estudios paleontológicos

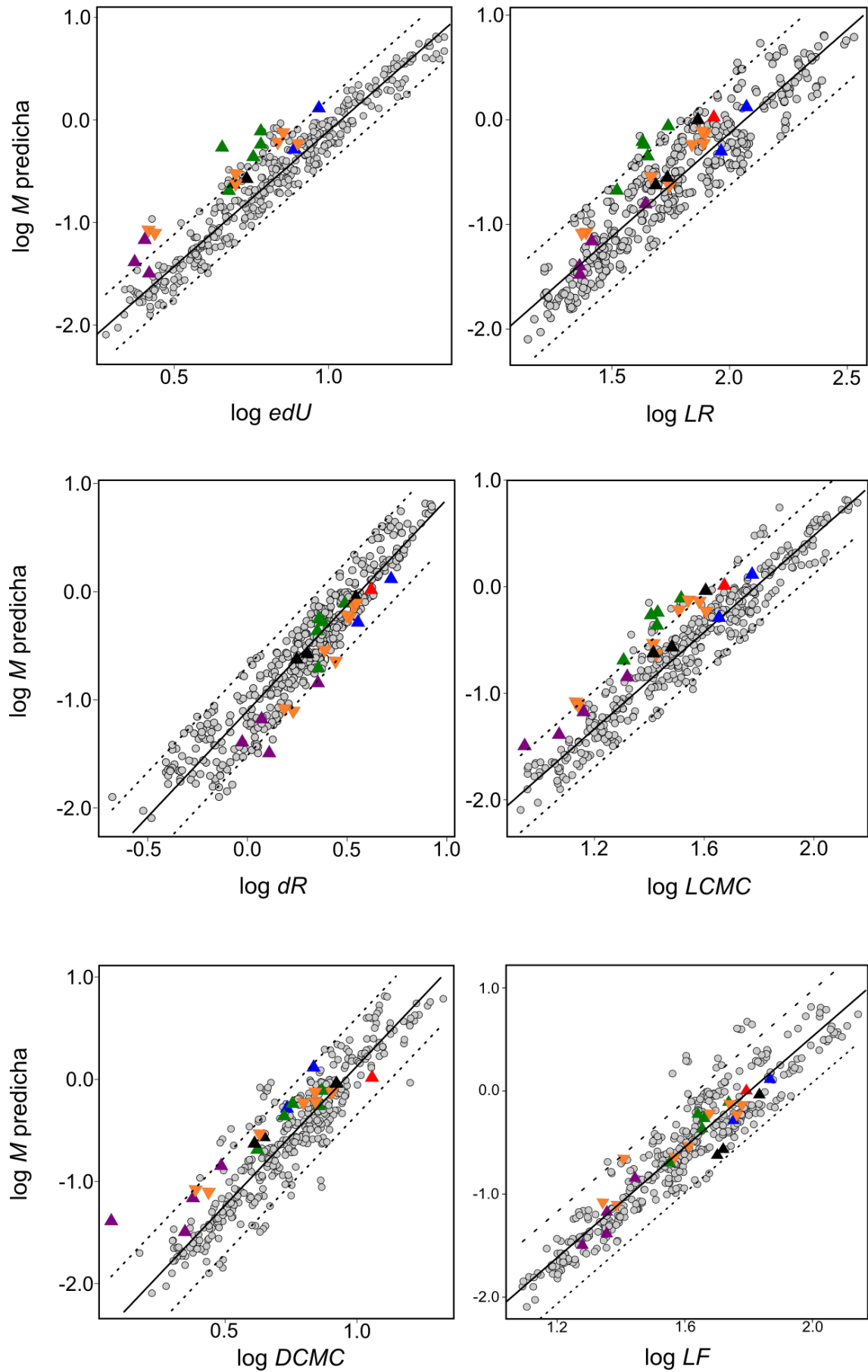
Una vez controlados los sesgos estadísticos que pueden afectar a la mejor RM obtenida para las aves voladoras modernas (RM-Neo), se ha procedido a obtener modelos específicos de RM para cada uno de los taxones basales de aves, con el objetivo de minimizar el efecto de la *extrapolación filogenética*, es decir, de un posible escalamiento alométrico diferente entre las medidas esqueléticas en las aves del *crown-group* y las aves del *stem-group*, como consecuencia de los efectos de la adaptación y la contingencia histórica. De manera que para cada grupo de linajes basales se procedió a seleccionar aquellas medidas esqueléticas cuyo escalado alométrico fuera similar al de las aves modernas.

Para ello, se analizó el comportamiento de cada variable predictora respecto a las demás, descartando aquellas que en los fósiles mostraban valores alejados de las

tendencias en neognatas. Dado que la mayor parte de la variación morfológica en la base de datos se puede imputar a diferencias de tamaño (92,5% en el CP1), la mejor manera de llevar a cabo esta selección de medidas esqueléticas fue enfrentar cada variable frente a los valores de M estimados previamente a partir de una combinación de las restantes variables predictoras (Figura 3.5). En la tabla 3.6 aparecen las regresiones múltiples con las que se estimaron los valores M respecto a los que se enfrentó cada variable esquelética en este proceso de selección. A partir de aquí, en primer lugar se ajustó la recta de regresión para las aves modernas en cada uno de los diagramas de dispersión y se analizó entonces donde se situaban los especímenes de cada taxón basal (Figura 3.5). Si las proyecciones de la mayor parte de los especímenes del grupo extinto caían dentro del rango del 95% de confianza para el ajuste sobre la muestra de neognatas, dicha variable se consideraba válida. En cambio, cuando los fósiles se proyectaban fuera del intervalo, la variable era descartada (Tabla 3.7). Este procedimiento ha permitido obtener el subconjunto de variables esqueléticas en cada taxón basal para el que se pueden considerar similares a las neognatas en cuanto a su patrón de escalado alométrico. A continuación, de cada subconjunto se descartaron también aquellas variables que, debido a problemas de conservación, estaban ausentes en alguno de los especímenes del taxón. Finalmente, mediante el método *stepwise* se obtuvieron las mejores RM para cada taxón a partir de su subconjunto de variables correspondiente.







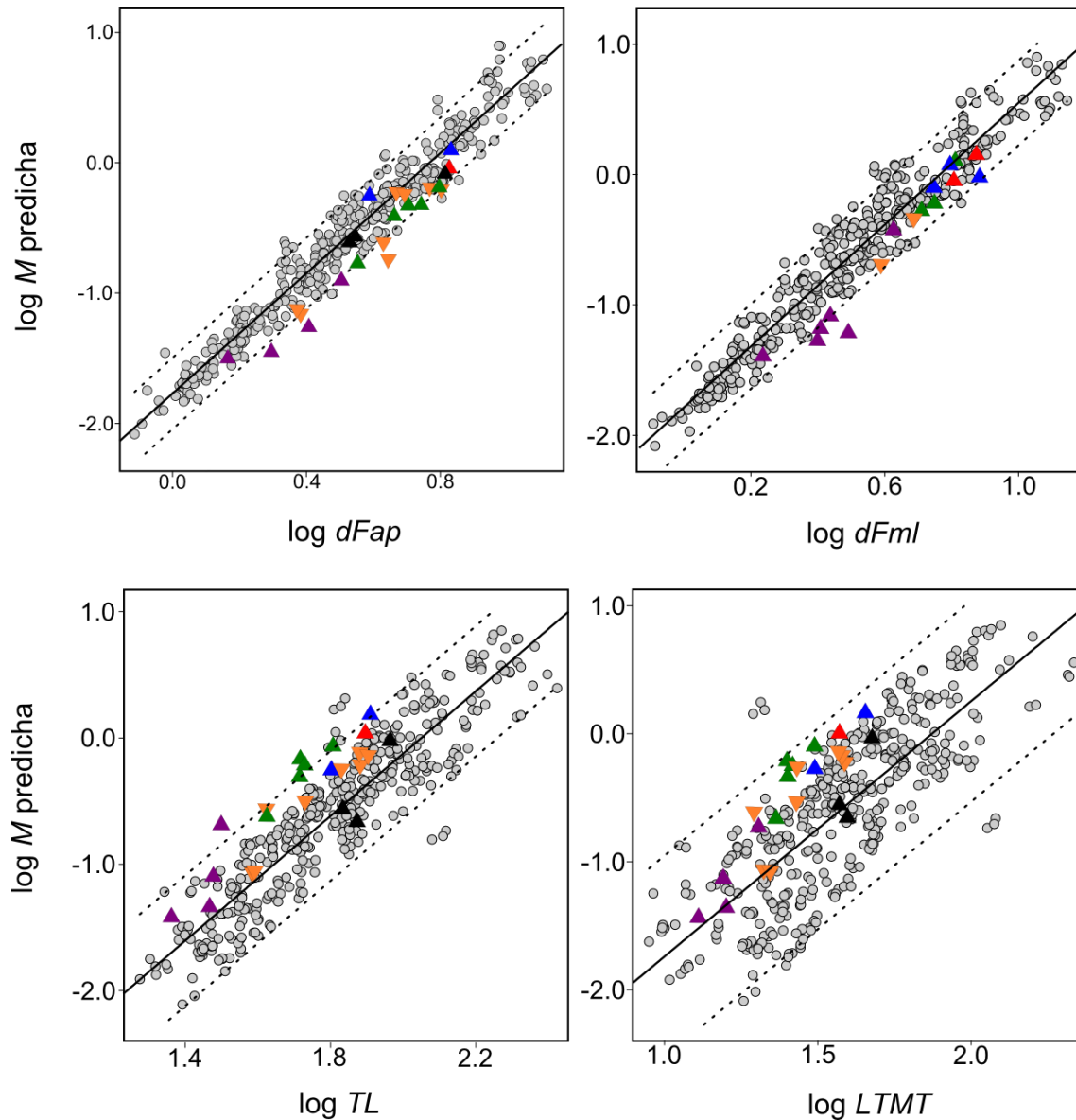


Figura 3.5. Diagramas bivalentes que permiten seleccionar las variables predictoras más adecuadas para cada taxón de aves basales. Cada variable osteológica se enfrentó a la M estimada a partir de una combinación del resto de las variables (Tabla 3.6). Para cada diagrama se ha ajustado la recta de regresión de las neognatas (círculos grises) y se estableció el intervalo del 95% para sus estimaciones de M (líneas discontinuas). A modo de ejemplo, siguiendo el procedimiento de selección explicado en el texto, LH y LF son candidatas potenciales a generar modelos de predicción adecuados a cualquier grupo fósil. En cambio, las variables dU y $dFap$ se descartaron de los modelos para estimar la M de miembros de Archaeopterygidae y Enantiornithes, respectivamente. Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap.2, ap. 2.1.

RM	$\log M = \log a + b_1 \log X_1 + b_2 \log X_2 \dots + b_p \log X_p$	N	R^2	Variables X
Sel.1	$-2,983 + 1,402 LH + 0,722 dH + 0,551 epU - 1,215 LR + 0,579 dFap + 0,950 LT - 0,534 LTMT$	419	0,980	<i>Lcdp, Lcb, edH, LU, edU, dU, dR, LCMC, DCMC, LF</i>
Sel.2	$-2,800 + 1,335 LH + 0,702 dH - 1,268 LU + 0,671 epUW + 0,607 dFap + 0,890 LT - 0,484 LTMT$	420	0,980	<i>LR, dFml</i>
Sel.3	$-2,908 + 0,669 Lcb + 0,019 dH + 0,748 epU - 0,472 LR + 0,880 dFap + 1,436 LT - 0,722 LTMT$	421	0,976	<i>LH</i>
Sel.4	$-2,919 + 1,027 LH + 0,538 epU + 0,619 dU - 0,862 LR + 0,765 dFap + 0,948 LT - 0,528 LTMT$	417	0,978	<i>dH</i>
Sel.5	$-2,885 + 1,348 LH + 0,678 dH + 0,510 dU - 1,053 LR + 0,560 dFap + 0,807 LT - 0,422 LTMT$	420	0,979	<i>epU</i>
Sel.6	$-3,375 + 1,732 LH + 1,053 dH + 0,563 epU - 1,476 LR + 0,039 LF + 1,153 LT - 0,584 LTMT$	419	0,978	<i>dFap</i>
Sel.7	$-2,406 + 1,718 LH + 0,830 dH + 0,463 epU - 1,368 LR + 0,776 dFap - 0,050 LTMT$	439	0,977	<i>LT</i>
Sel.8	$-2,582 + 1,688 LH + 0,904 dH + 0,431 epU - 1,393 LR + 0,641 dFap + 0,133 LT$	424	0,976	<i>LTMT</i>

Tabla 3.6. Regresiones múltiples OLS usadas para obtener los valores de M empleados en el procedimiento de selección de variables (Fig. 3.5). Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap. 2, ap. 2.1.

Taxón basal	Variables excluidas
Archaeopterygidae	<i>dU, epU</i>
Jeholornithidae	<i>edU</i>
Sapeornithidae	-
Confuciusornithidae	<i>LU, edU, LR, LCMC</i>
Enantiornithes	<i>dFap, epU, edU</i>
Ornithuromorpha	<i>edU</i>

Tabla 3.7. Variables descartadas inequívocamente mediante el proceso de selección (Fig. 3.5) para derivar modelos predictores de M en cada uno de los grupos avianos basales. Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap. 2, ap. 2.1.

Se obtuvieron siete modelos de RM (Tabla 3.8), uno para cada uno de los seis taxones basales estudiados (Archaeopterygidae, Jeholornithidae, Confuciusornithidae, Sapeornithidae, Enantiornithes y los miembros basales de Ornithuromorpha). Además, se propone uno específico, derivado desde las variables esqueléticas alares, para estimar la M de los taxones extintos de la muestra, pertenecientes a Ornithothoraces, de los que no se tiene información sobre las extremidades posteriores, como *Eocathayornis*, *Otogornis*, *Eoalulavis*, *Apsaravis* y el espécimen de *Gansus* CAGS-04-CM-004.

$$\begin{aligned} \text{[RM-Arch]} \quad \log M = & -2,947 + 1,508 \log LH + 1,068 \log dH - 1,165 \log LR + \\ & 0,582 \log dFap + 0,837 \log LT - 0,458 \log LTMT \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{[RM-Jeh]} \quad \log M = & -1,933 + 1,486 \log LH + 0,416 \log Lcb - 0,965 \log dH - 0,36 \log edH \\ & - 1,536 \log LU - 0,635 \log epU - 0,397 \log LF + 0,834 \log dFml + 0,302 \log LT \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{[RM-Sap]} \quad \log M = & -2,876 + 0,952 \log LH + 0,352 \log Lcb + 0,424 \log dH + 0,967 \log LU \\ & - 0,615 \log edU - 0,340 \log dU - 1,891 \log LR - 0,343 \log DCMC \\ & + 0,589 \log dFap + 0,878 \log LT - 0,446 \log LTMT \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{[RM-Conf]} \quad \log M = & -2,557 + 0,271 \log LH + 0,275 \log Lcb - 0,362 \log Lcdp + \\ & 0,296 \log dH - 0,303 \log edH + 0,362 \log epU + 1,051 \log dU - 0,378 \log DCMC \\ & - 0,187 \log LF + 1,01 \log dFap + 0,963 \log LT - 0,488 \log LTMT \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{[RM-Enan]} \quad \log M = & -2,626 + 1,528 \log LH + 0,34 \log Lcb + 0,828 \log dH - 1,451 \log LU \\ & + 0,811 \log dFml + 0,378 \log LT \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{[RM-Orph]} \quad \log M = & -2,26 + 1,407 \log LH - 0,414 \log edH + 0,854 \log dH - 1,36 \log LU + \\ & 0,77 \log epU + 0,306 \log LCMC + 0,83 \log dFap \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{[RM-Ornt.ala]} \quad \log M = & -2,392 + 1,799 \log LH - 0,355 \log Lcb + 1,014 \log dH - \\ & 1,003 \log dU - 1,475 \log LR + 0,363 \log DCMC \end{aligned}$$

El número de variables predictoras incluidas en los modelos varía entre seis (en RM-Arch, RM-Enan y RM-Ornt.ala) y 12 (en RM-Conf), siendo la relación N/p claramente

superior a 10 en todos los casos, lo que indica que el número de variables incorporadas a los modelos está respaldado por un número elevado de individuos (Darlington 1990). En la tabla 3.8 se observa que los valores del error de predicción comprenden desde el 16,5% (RM-Sape) hasta el 20,2% (RM-Ornt.ala). Es decir, que todos los modelos tienen un poder predictivo mayor que las mejores RS obtenidas en este trabajo (Tabla 3.2) y las mejores RS publicadas (Tabla 3.1), excepto la ecuación de Field *et al.* (2013), que tiene un valor %MPE del 13%.

Modelos	$\log BM = \log a + b_1 \log X_1 + b_2 \log X_2 \dots + b_p \log X_p$	N	R^2_{aj}	%SEE	[%MPE] _{vs}	[%MPE]
RM-Arch	$-2,947 (\pm 0,388) + 1,508 (\pm 0,455) LH + 1,068 (\pm 0,313) dH - 1,165 (\pm 0,407) LR + 0,582 (\pm 0,357) dFap + 0,837 (\pm 0,472) LT - 0,458 (\pm 0,268) LTMT$	422	0,978	25,5	17,3	18,8
RM-Jeh	$-1,933 (\pm 0,505) + 1,486 (\pm 0,421) LH + 0,416 (\pm 0,318) Lcb - 0,965 (\pm 0,451) dH - 0,36 (\pm 0,599) edH - 1,536 (\pm 0,418) LU - 0,635 (\pm 0,415) epU - 0,397 (\pm 0,394) LF + 0,834 (\pm 0,431) dFml + 0,302 (\pm 0,247) LT$	417	0,980	24,0	17,4	17,3
RM-Sape	$-2,876 (\pm 0,243) + 0,952 (\pm 0,232) LH + 0,352 (\pm 0,149) Lcb + 0,424 (\pm 0,228) dH + 0,967 (\pm 0,955) LU - 0,615 (\pm 0,283) edU - 0,340 (\pm 0,301) dU - 1,891 (\pm 0,908) LR - 0,343 (\pm 0,181) DCMC + 0,589 (\pm 0,177) dFap + 0,878 (\pm 0,231) LT - 0,446 (\pm 0,134) LTMT$	387	0,983	22,3	14,1	16,5
RM-Conf	$-2,557 (\pm 0,502) + 0,271 (\pm 0,376) LH + 0,275 (\pm 0,326) Lcb - 0,362 (\pm 0,316) Lcdp + 0,296 (\pm 0,532) dH - 0,303 (\pm 0,628) edH + 0,362 (\pm 0,542) epU + 1,051 (\pm 0,657) dU - 0,378 (\pm 0,441) DCMC - 0,187 (\pm 0,374) LF + 1,01 (\pm 0,4) dFap + 0,963 (\pm 0,5) LT - 0,488 (\pm 0,289) LTMT$	411	0,978	24,7	18,1	16,9
RM-Enan	$-2,626 (\pm 0,284) + 1,528 (\pm 0,436) LH + 0,34 (\pm 0,312) Lcb + 0,828 (\pm 0,427) dH - 1,451 (\pm 0,386) LU + 0,811 (\pm 0,448) dFml + 0,378 (\pm 0,201) LT$	426	0,978	25,0	19,0	19,4
RM-Orph	$-2,26 (\pm 0,275) + 1,407 (\pm 0,418) LH - 0,414 (\pm 0,57) edH + 0,854 (\pm 0,486) dH - 1,36 (\pm 0,452) UL + 0,77 (\pm 0,409) epU + 0,306 (\pm 0,404) LCMC + 0,83 (\pm 0,31) dFap$	430	0,979	24,9	18,6	19,4
RM-Ornt.ala	$-2,392 (\pm 0,259) + 1,799 (\pm 0,422) LH - 0,355 (\pm 0,32) Lcb + 1,014 (\pm 0,427) dH - 1,003 (\pm 0,546) dU - 1,475 (\pm 0,384) LR + 0,363 (\pm 0,395) DCMC$	438	0,975	27,0	19,5	20,2

Tabla 3.8. Modelos OLS de RM obtenidos para cada taxón basal aviano, ajustado con el método *stepwise* a partir el subconjunto de variables seleccionadas en el paso previo. Los intervalos de confianza para las ordenadas en el origen y las pendientes se muestran entre paréntesis. Abreviaturas de los taxones: Arch - Archaeopterygidae, Jeh - Jeholornithidae, Sape - Sapeornithidae, Conf - Confuciusornithidae, Enan - Enantiornithes, Orph - Ornithuromorpha, Ornt.ala - Ornitothoraces que no han conservado las extremidades posteriores. *N* indica el número de individuos de neognatas del que se ha derivado cada ecuación. $|\%MPE|_{vs}$ indica los valores del error de predicción calculados a partir de la submuestra de validación (20% de los individuos). Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap.2, ap. 2.1.

La comparación de la potencia predictiva de estos modelos RM sobre la muestra de validación y sobre la muestra completa (Tabla 3.8) revela una variación muy pequeña en los valores de $\%MPE$ (entre 0,1% y 2,4%). Esto indica una elevada capacidad de predecir nuevos valores sobre especímenes no incluidos en los modelos (esto es, una alta generalizabilidad) y se opone a la aseveración de Smith (2002, p. 278) sobre la "notoria ausencia de generalización" de los modelos de regresión múltiple y, en especial, de aquellos obtenidos mediante *stepwise*.

La mayoría de los trabajos en los que se han efectuado estimaciones de la masa de las aves basales, lo han hecho usando funciones alométricas derivadas a partir de la longitud del fémur (Yalden 1984, Sanz *et al.* 2002, Turner *et al.* 2007, Hone *et al.* 2008, Butler y Goswami 2008, Peters y Peters 2009, Nudds y Dyke 2010, Wang *et al.* 2012, Balanoff *et al.* 2013, Chinsamy *et al.* 2013, Chiappe *et al.* 2014), mediante la anchura de la diáfisis del fémur (Elzanowski 2002, Longrich 2006, Nudds y Dyke 2010) o con la longitud del húmero (Yalden 1984, Liu *et al.* 2012). En todos estos trabajos se asumió que dichas variables mostraban un escalado alométrico similar entre *crown-group* y *stem-groups*, lo que en ningún caso se contrastó explícitamente. Esta asunción, sin embargo, implica un alto grado de incertidumbre para las predicciones (Henderson 1999, Carrano 2001, Smith 2002, Packard *et al.* 2009, Campione y Evans 2012, Field *et al.* 2013), debido a los efectos de la contingencia histórica y los cambios adaptativos del esqueleto poscraneal aviar a lo largo de la evolución del linaje (vg. Gatesy y Dial 1996, Middleton y Gatesy 2000, Jenkins 1993, Sanz *et al.* 1996, Chiappe *et al.* 1999, Chiappe y Witmer 2002, Baier *et al.* 2007). Los linajes de aves basales ilustrados en figura 3.5 muestran que esas tres medidas esqueléticas (*LH*, *LF* y *dF*) no se escalan de manera diferente en las aves modernas y los grupos de aves basales, por lo que la asunción de un escalado similar en los trabajos mencionados se puede considerar válida. Del mismo modo, los modelos RM obtenidos seleccionando variables para cada taxón basal (Tabla

3.8) se pueden considerar como no sesgados por el efecto de un escalamiento alométrico diferente.

La ecuación de RS basada en la longitud de la faceta glenoidea del coracoides (*HAF*), ajustada por Field *et al.* (2013), tiene ciertamente una capacidad predictiva sobre *M* muy elevada ($\%MPE = 13\%$) en las neognatas; sin embargo, su aplicabilidad para taxones basales es ya más controvertida. Es bien conocido el cambio morfológico experimentado por la articulación del hombro a lo largo del linaje aviano, que afecta a la orientación y las dimensiones de la cavidad glenoidea (Figura 3.6). La anatomía del hombro de *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* difiere de la que presentan las aves modernas, siendo más similar a la de sus ancestros manirraptores corredores. La condición plesiomórfica implica que la escápula y el coracoides están completamente fusionados, formando un ángulo recto, y en ellos la cavidad glenoidea se orienta lateralmente. En cambio, las neornitas tienen una articulación escápula-coracoides no fusionada, que forma un ángulo agudo, con una cavidad glenoidea orientada dorsolateralmente, la cual presenta además una superficie cóncavo-convexa para articular con una cabeza de húmero bulbosa, lo que supuso una adaptación para el vuelo sostenido (ver Cap.1, ap.3; Jenkins, 1993, Chiappe *et al.*, 1999, Senter 2006). Una estructura de hombro intermedia entre la condición basal y la de las aves modernas aparece en otras aves mesozoicas como *Jeholornis* y *Sapeornis*, que no presentan los huesos fusionados (ver Zhou y Zhang 2002, 2003, Baier *et al.* 2007), y también en la enantiornita *Otogornis* (Hou 2001). Estos cambios en la articulación van acompañados de una importante variación morfológica de la escápula y el coracoides en los principales taxones avianos (ver Chiappe y Witmer 2002). Por tanto, la variable *HAF* es una buena predictor para el *crown-group* de las aves, pero sus predicciones de masa para aves basales pueden ser poco realistas debido a la evolución morfológica del hombro a lo largo del linaje.

Por último, conviene añadir que esta metodología puede ayudar a detectar efectos tafonómicos sobre los fósiles, permitiendo descartar aquellas variables esqueléticas que estén severamente afectadas por los procesos tafonómicos. En ese caso, las proyecciones del espécimen se alejarían claramente de la tendencia general y de los miembros de su taxón, es decir, se comportaría como un dato atípico (*outlier*). Sin embargo, no se detectó en la muestra ningún espécimen intensamente deformado (Figura 3.5). Los fenómenos de compactación en la fosildiagénesis van a afectar

principalmente a las dimensiones de las diáfisis y las epífisis de los huesos; pese a ello, aunque un grado de alteración no muy elevado podría afectar a la M estimada de un fósil desde un modelo RS, es cierto que tal efecto se amortigua si se emplean combinaciones de variables, como ocurre en los modelos de RM obtenidos.

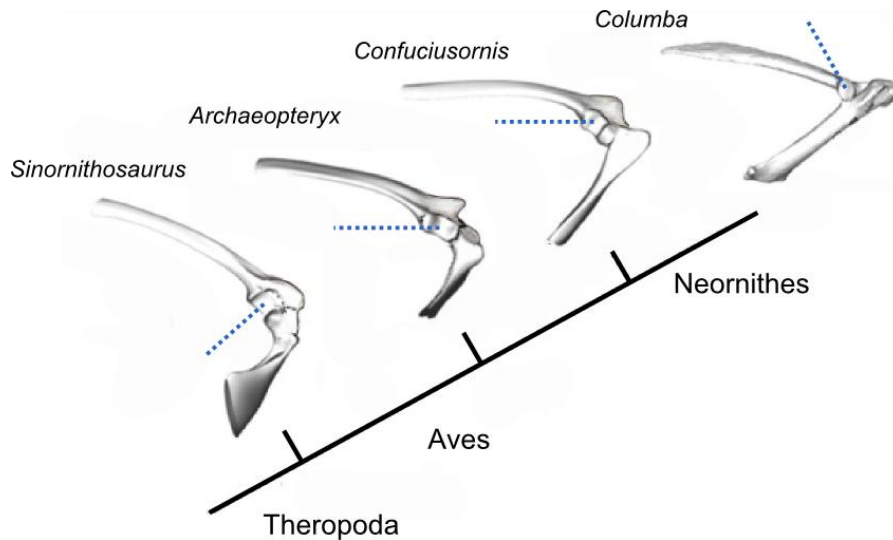


Figura 3.6. Evolución del hombro en el clado Aves, en relación a la articulación coracoides-escápula y a la orientación de la cavidad glenoidea (línea azul punteada). Modificado de Baier *et al.* (2007).

3.3. Control *post-hoc* del efecto adaptativo

Una vez que se ajustaron funciones de regresión para cada taxón fósil, se procedió a evaluar la influencia de las adaptaciones sobre los modelos. Para ello se analizaron los errores de predicción ($\%PE$) de los modelos a efectos de contrastar dos criterios ecológicos relativos al modo de locomoción. En primer lugar, se sometió a prueba el efecto de la adaptación de la morfología esquelética para una determinada mecánica de vuelo. Para ello, las neognatas de la muestra se clasificaron en función de su comportamiento predominante durante la locomoción aérea (Cap.2: Tabla 2.2), siguiendo básicamente a Pennycuick (2008) y a Bruderer *et al.* (2010). De esta forma, se obtuvieron cuatro grupos de locomoción aérea (ver desarrollo en Cap.1, ap.2.4):

- Aves con un vuelo aleteado continuo (CF)

- Aves que vuelan alternando fases de aleteo con fases de planeo (FG)
- Aves con vuelo ondulatorio, que alternan el aleteo con una fase balística (FB)
- Aves predominantemente planeadoras (S)

Además, se contrastó también el efecto adaptativo de la locomoción no aérea sobre las medidas osteológicas. A estos efectos, se emplearon tres categorías básicas y dos intermedias para clasificar a las neognatas, siguiendo diversas referencias (Cap.2: Tabla 2.2):

- Las aves acuáticas (Aq) incluyen a todas las especies que viven mayoritariamente asociadas a masas de agua, desplazándose a través de este medio de diferentes formas (ver Hinic-Frlog y Motani 2010), bien sea nadando (patos) o llevando a cabo periodos largos de buceo en los que se propulsan con las alas (alcas), las extremidades posteriores (zampullines) o ambas (algunos patos buceadores).
- Las aves terrestres que pasan periodos de tiempo relativamente largos en el suelo forrajeando (Galliformes), entre las que se incluyen aquellas que lo hacen sobre aguas someras (limícolas), se consideraron en la categoría de corredores (Tc), siguiendo a Pike y Maitland (2004).
- Las aves que no son acuáticas y no pasan largos períodos de tiempo forrajeando en el suelo se encuadraron en la categoría de aves terrestres no corredoras (Tn). Este grupo abarca a las aves que forrajean en los árboles sirviéndose de las ramas (páridos), a las trepadoras (pájaros carpinteros), a las muy voladoras que descansan en ramas o en perchas cuando no vuelan (golondrinas) y, por último, a las que utilizan las garras para capturar y transportar presas (rapaces). Estos grupos los tratan también Pike y Maitland (2004).
- Aquellas aves que no se pudieron asignar inequívocamente al grupo de las acuáticas o al de las terrestres debido a que llevan a cabo ambos tipos de locomoción de manera eficiente (gaviotas) se agruparon como aves acuáticas y terrestres facultativas (ATf).
- Por último, las aves terrestres que forrajean indistintamente sobre el suelo o en los árboles (estornino) se consideraron como corredoras y arborícolas facultativas (Tf).

Las especies de la base de datos se clasificaron en estas categorías ecológicas a partir de las descripciones de Del Hoyo *et al.* (1992) y mediante observación directa. Hubo coincidencia con los trabajos de Pike y Maitland (2004), Bruderer *et al.* (2010) y Hinic-

Frlog *et al.* (2010) en la asignación de dichas categorías sobre las especies comunes a todos los estudios.

Para ambos análisis, los grupos definidos tienen un número de individuos desigual y sus varianzas no son homogéneas, según muestra el test de Levene, por lo que se llevó a cabo un análisis similar al ANOVA pero más robusto para estos casos, el test de Welch (Quinn y Keough 2001). Los resultados indican que las RS tienen un rango de variación importante para el error de predicción en función del tipo de vuelo (Fig. 3.7A; Tabla 3.9). Esto trae como consecuencia una importante infraestimación de la masa corporal para las aves que vuelan con un aleteo continuo (desde 1,7% a 68,6%), mientras que la M de las aves que alternan fases de aleteo con fases balísticas se sobreestima notablemente (desde -73,4% a -0,2%). La mayoría de las RS también sobreestiman las masas de las aves planeadoras y de las aleteadoras-planeadoras. Conviene que mencionar que las RS con los valores más bajos de %PE y del estadístico F son las obtenidas a partir de la longitud del húmero y la diáfisis medio lateral del fémur, es decir, que las variables LH y $dFml$ son las que se ven menos afectadas por el tipo de vuelo. En comparación con las RS, las M estimadas mediante los modelos RM tienen un rango de valores %PE mucho más cercano a cero (Fig. 3.7A). Los aleteadores continuos muestran un rango de %PE entre -2,5% y 3,8%. La masa corporal de las neognatas adscritas al resto de las categorías se sobreestima ligeramente. Así, la sobreestimación de M dentro de la categoría de vuelo ondulatorio oscila entre -5,4% y -1,2%; en el caso de las aves que vuelan alternando aleteo y planeo, se encuentra entre -9,0% y -2,2%; finalmente, para las aves predominantemente planeadoras, la sobreestimación de los modelos RM oscila entre -14,4% y -6,4%.

Los resultados del test de Welch (Tabla 3.9) muestran que las RM que permiten estimar la masa de Archaeopterygidae (RM-Arch) y Sapeornithidae (RM-Sap) no presentan diferencias significativas de %PE entre los grupos ecológicos analizados. Esto indica que las predicciones de M obtenidas a partir de ambos modelos son independientes del tipo de locomoción aérea. Para el resto de funciones, tanto RS como RM, las diferencias sí resultan estadísticamente significativas, lo que indica que las predicciones de M están efectivamente influenciadas por el tipo de vuelo. Sin embargo, los valores más bajos de %PE, de la desviación estándar de %PE y del estadístico F obtenidos para cada grupo indican que en las restantes funciones de RM (RM-Jeh, RM-

Conf, RM-Enan, RM-Orph y RM-Ant_Orn) se reducen más los efectos del tipo de locomoción aérea que en cualquiera de las RS.

Por otra parte, los resultados obtenidos para el tipo de locomoción de las aves, fuera del vuelo, aparecen en la figura 3.7B y en la tabla 3.10. Así, puede apreciarse que todos los modelos RS ofrecen predicciones que subestiman la masa corporal de las aves acuáticas (desde un 7,9% a un 128,4%). En cambio, la masa de las aves terrestres no corredoras tiende a ser sobreestimada (salvo por las variables *LT* y *LTMT*), aunque en menor grado. Las aves corredoras muestran mayor paridad en cuanto a sobre- e infraestimaciones desde las RS, con un rango de *%PE* entre -48,6% y 18,3%. De manera semejante que en el análisis anterior, los valores de *%PE* de los modelos RM son más cercanos a cero en cada grupo de locomoción no aérea. Así los modelos RM subestiman ligeramente la masa de las aves acuáticas (entre el 3,5% y el 8,4%), mientras que sobreestiman levemente la de las aves terrestres (*Tc*: desde -8,8% a -3,9%; *Tn*: desde -9,3% to -2,4%). Las dos categorías intermedias (aves acuáticas y terrestres facultativas, por un lado, y aves corredoras y arborícolas facultativas, por otro) también muestran un rango estrecho de valores *%PE*, pero los resultados para ambos grupos se deben tomar con cautela, pues su tamaño muestral es relativamente pequeño.

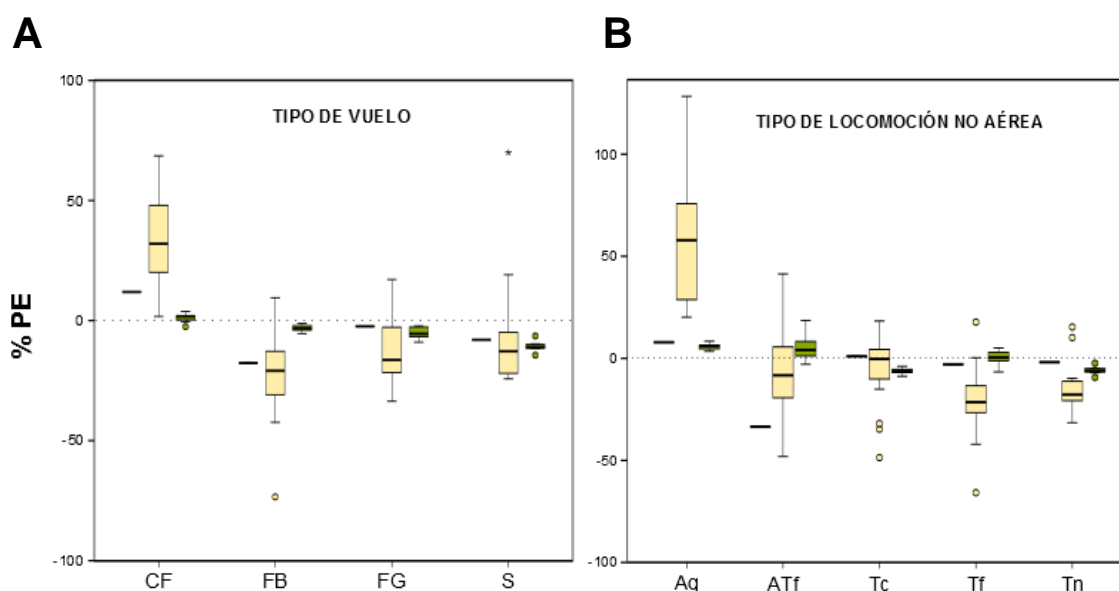


Figura 3.7. Diagramas de caja que muestran la variación en el error de predicción entre las RS (amarillas) y las RM (verdes) para los diferentes modos de locomoción en aves. La longitud de las cajas indica el rango intercuartil (percentiles del 25 y el 75%). Las líneas horizontales indican los intervalos de confianza entre el 5% y el 95% para el *%PE*. Los asteriscos señalan a funciones que se salen de este rango (*outliers*). Las líneas negras horizontales entre las cajas grises y blancas

representan los valores de %PE obtenidos con las ecuaciones basadas en LH, que es la variable osteológica menos afectada ecológicamente (ver valores *F* de las tablas 3.9 y 3.10). **(A)** Variación del %PE respecto al tipo de locomoción en vuelo. **(B)** Variación del %PE respecto al tipo de locomoción no aérea.

Los test de Welch (Tabla 3.10) no muestran diferencias significativas entre los grupos de locomoción no aérea en dos modelos, la RS a partir de la longitud del húmero y la RM para estimar la masa de los Ornithothoraces basales que no conservan las extremidades posteriores (RM-Ornt.ala), lo que indica que estos modelos ofrecen predicciones de masa no sesgadas por las adaptaciones locomotoras de las extremidades posteriores. Al igual que en el análisis anterior, las demás ecuaciones RM muestran unos valores intragrupalos bajos de %PE, de su desviación estándar y del estadístico *F*. Comparado con el resto de modelos simples, estos resultados indican de nuevo que las predicciones finales desde RM están menos afectadas por el tipo de locomoción no aérea.

Hay que destacar que *LH* ha resultado ser la variable del esqueleto apendicular menos afectada ecológicamente, tanto por el vuelo como por la locomoción no aérea. Esta conclusión podría estar en desacuerdo con algunos estudios que han mostrado que *LH* se relaciona con la capacidad de maniobra durante el vuelo (Middleton y Gatesy 2000, Gatesy y Middleton-Cap16) o con el comportamiento cinético al elevar el ala (Nudds *et al.* 2007), aunque los agrupamientos funcionales no son equivalentes. Sin embargo, dicho resultado coincide parcialmente con la conclusión de Habib y Ruff (2008), que sostiene que las longitudes del húmero y del fémur son relativamente inapropiadas para hacer comparaciones funcionales.

Numerosos estudios han mostrado que la morfología esquelética de las extremidades de las aves está muy restringida por su dinámica de locomoción (vg. Cubo y Casinos 1998, Middleton y Gatesy 2000, Gatesy y Middleton-Cap16, De Margerie *et al.* 2005; Nudds *et al.* 2007; Habib y Ruff, 2008; Hinic-Frlog *et al.* 2010, Simmons *et al.* 2010, Bell *et al.* 2011, Simmons, Hieronymus & O'Connor, 2011). Las extremidades anteriores y posteriores de las aves están desacopladas (Gatesy y Dial 1996), viéndose sometidas a diferentes cargas (De Margerie *et al.* 2005). Por tanto, la presión de selección ha sido diferente para cada región: los huesos de las alas varían y se adaptan en función del tipo de vuelo, mientras que los de las extremidades posteriores están condicionados por la locomoción del ave cuando no se encuentra volando (nadadora,

corredora, trepadora, etc). Esta diferencia de presiones de selección puede causar que las masas estimadas con modelos RS en una y otra extremidad sean muy diferentes, como ocurre al comparar las estimaciones a partir de *LH* con las obtenidas desde las diáfisis del fémur y de la tibia (Yalden 1984, Liu *et al.* 2012; ver también las estimaciones resultantes en el siguiente apartado). Según Gingerich (1990), la combinación de medidas de elementos proximales y distales de las extremidades, así como la métrica de longitudes y diámetros de los huesos, aumenta la consistencia de las predicciones y proporciona un importante indicador de la precisión de los modelos. Esta precisión será mayor, en el caso de las aves, si además se combinan medidas tomadas en ambas extremidades. Coincidentemente, los resultados de los análisis (Figura 3.7; Tablas 3.9 y 3.10) muestran que el uso de los modelos RM que combinan varias medidas esqueléticas para predecir la masa corporal es más adecuado que el de aquellos modelos RS que solo incluyen una de tales medidas, pues la RM minimiza el efecto de las adaptaciones locomotrices sobre la morfología de los huesos apendiculares.

Función	CF			FG			FB			S			ANOVA	
	N	%PE	SD	N	%PE	SD	N	%PE	SD	N	%PE	SD	F	p
<i>LH</i>	205	11,9	55,5	118	-2,4	75,9	98	-17,7	22,6	65	-8,0	45,6	6,96	**
<i>Lcdp</i>	207	33,3	68,2	119	-15,9	40,0	103	-14,5	28,7	66	-23,7	26,9	39,82	**
<i>Lcb</i>	207	21,7	50,2	119	-30,3	28,7	103	-0,2	34,7	66	-4,9	33,5	41,93	**
<i>edH</i>	207	66,0	100,1	119	-16,4	20,9	103	-28,2	15,5	66	-22,2	30,9	69,85	**
<i>dH</i>	206	41,9	80,4	118	-18,6	28,6	100	-19,0	18,6	66	-22,0	21,5	49,14	**
<i>LU</i>	192	48,3	86,6	112	-21,4	50,5	99	-31,9	22,8	62	-24,3	32,4	52,53	**
<i>epU</i>	202	52,7	74,8	119	-14,4	23,3	103	-32,2	16,8	65	-24,0	24,2	89,85	**
<i>edU</i>	202	39,0	76,1	119	-17,2	20,4	101	-12,8	17,7	66	-4,7	34,1	39,51	**
<i>dU</i>	206	27,7	52,9	118	-15,3	24,4	100	-11,9	19,1	66	-12,8	36,4	42,96	**
<i>LR</i>	200	48,0	91,8	112	-21,7	50,4	95	-29,3	25,6	61	-21,5	36,0	44,47	**
<i>dR</i>	200	1,7	51,9	113	-29,4	36,0	94	9,5	59,7	65	-7,4	37,5	13,68	**
<i>LCMC</i>	203	26,7	73,8	113	-25,0	28,7	99	-6,8	26,1	66	-17,1	32,1	28,46	**
<i>DCMC</i>	200	68,6	135,1	108	-33,6	23,9	99	-20,9	24,4	66	-8,5	46,0	39,97	**
<i>LF</i>	202	32,0	107,8	113	-2,8	39,9	101	-30,9	16,6	65	-3,3	58,0	16,63	**
<i>dFap</i>	201	20,1	54,4	113	2,4	35,0	101	-26,2	16,3	65	-16,7	34,6	32,04	**
<i>dFml</i>	201	3,5	39,3	113	-2,0	32,2	102	-14,2	22,1	65	-10,1	37,0	6,97	**
<i>LT</i>	193	3,8	54,2	110	17,1	55,9	97	-42,4	30,5	65	19,1	96,9	22,49	**
<i>LTMT</i>	207	16,1	85,2	112	0,8	58,0	103	-73,4	17,0	63	70,0	252,2	25,16	**
Arch	181	-2,5	25,3	99	-2,2	28,0	88	-1,2	17,3	54	-11,6	19,7	2,54	-
Jeh	173	3,8	24,0	100	-2,8	24,8	87	-4,5	15,6	57	-11,4	17,5	7,93	**
Sape	168	-0,6	22,0	88	-2,6	21,9	85	-1,9	15,1	54	-6,4	20,1	1,14	-
Conf	173	2,1	23,5	94	-5,5	21,2	87	-3,3	14,2	57	-10,2	19,3	6,15	**
Enan	176	1,8	27,9	103	-9,0	25,1	89	-3,4	17,1	58	-11,0	18,4	6,48	**
Orph	181	1,2	26,3	101	-5,6	25,7	89	-5,4	15,2	59	-14,4	21,1	6,99	**
Ornt.ala	190	1,9	28,0	101	-8,0	25,1	88	-2,3	20,8	59	-9,7	21,9	5,10	**

Tabla 3.9. ANOVA efectuado para analizar la diferencia entre grupos de locomoción aérea en los valores de %PE obtenidos con cada modelo RS y RM. Las abreviaturas de los grupos ecológicos aparecen en el texto. SD indica la desviación estándar de los valores medios de cada grupo. ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; - $p > 0,05$. Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap.2, ap. 2.1.

3. ESTIMACIÓN DE MASAS Y EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN AVES BASALES

Función	Aq			Tc			Tn			ATf			Tf			ANOVA	
	N	%PE	SD	N	%PE	SD	N	%PE	SD	N	%PE	SD	N	%PE	SD	F	p
<i>LH</i>	103	7,9	40,1	166	1,0	61,7	180	-1,9	62,9	21	-33,5	19,0	16	-2,9	30,2	1,84	-
<i>Lcdp</i>	104	26,7	52,9	171	18,3	69,4	182	-20,7	37,3	22	-9,6	23,7	16	0,3	29,7	16,81	**
<i>Lcb</i>	104	28,8	54,5	171	2,9	44,2	182	-9,8	33,5	22	-48,1	24,6	16	-5,9	26,4	22,19	**
<i>edH</i>	104	117,5	115,7	171	-0,3	35,3	182	-24,1	23,5	22	-0,7	10,9	16	-26,6	13,1	98,89	**
<i>dH</i>	103	81,5	94,7	169	-3,7	29,6	181	-24,6	21,8	21	5,6	17,3	16	-21,5	5,7	77,9	**
<i>LU</i>	99	60,0	75,0	157	4,4	82,5	176	-19,0	46,5	19	-37,9	21,6	14	-25,5	28,2	23,36	**
<i>epU</i>	103	75,8	94,8	167	-4,4	39,4	181	-12,6	30,2	22	-8,3	11,4	16	-34,0	9,4	50,35	**
<i>edU</i>	104	55,2	94,1	164	7,1	40,1	182	-11,2	28,0	22	-15,6	13,6	16	-18,6	12,5	25,16	**
<i>dU</i>	104	43,4	65,0	169	1,1	30,8	180	-16,1	25,3	22	16,2	21,4	15	-19,9	14,0	40,19	**
<i>LR</i>	103	57,9	75,3	158	8,1	90,8	174	-17,7	46,8	19	-40,2	20,5	14	-22,7	32,2	19,88	**
<i>dR</i>	103	20,2	48,8	159	-3,9	55,6	176	-22,1	40,7	20	-19,0	29,5	14	17,8	50,5	13,41	**
<i>LCMC</i>	103	23,2	41,3	167	7,3	78,4	177	-10,6	37,3	20	-38,4	18,2	14	-13,4	15,5	8,26	**
<i>DCMC</i>	101	128,4	167,2	165	1,9	40,9	172	-31,5	20,9	20	-0,9	19,6	15	-24,6	10,8	60,13	**
<i>LF</i>	99	114,9	108,6	168	-31,9	22,8	180	-17,9	37,6	18	25,6	17,4	16	-28,5	8,6	127,5	**
<i>dFap</i>	99	60,3	53,3	168	-15,1	21,6	179	-18,2	27,9	18	39,7	28,2	16	-19,3	9,1	116,0	**
<i>dFml</i>	99	25,5	46,9	168	-10,1	23,6	180	-17,3	22,1	18	41,4	39,4	16	-5,4	15,9	44,09	**
<i>LT</i>	101	40,9	58,1	158	-34,7	37,7	174	10,2	69,8	18	-4,6	26,9	14	-42,1	25,3	33,41	**
<i>LTMT</i>	104	69,2	73,2	171	-48,6	51,3	177	15,4	163,4	18	-19,3	39,2	15	-65,8	35,5	21,66	**
Arch	94	6,6	26,6	143	-6,2	19,9	159	-9,3	23,7	15	18,6	23,5	11	5,1	6,7	11,45	**
Jeh	89	6,2	27,4	138	-6,4	17,6	163	-2,4	22,8	15	2,3	23,5	12	1,8	6,0	4,59	**
Sape	90	5,1	23,7	133	-4,9	18,3	147	-4,9	19,9	14	6,0	18,2	11	0,4	7,1	4,91	**
Conf	91	8,4	24,7	139	-5,9	17,6	153	-6,2	20,7	16	4,1	15,3	12	-6,6	11,1	9,36	**
Enan	93	6,2	31,1	141	-8,8	18,8	165	-5,0	24,6	15	-2,9	20,3	12	-2,4	4,4	5,59	**
Orph	91	4,3	29,9	146	-7,5	19,6	167	-7,0	23,1	14	10,5	27,4	12	4,1	7,5	6,01	**
Ornt.ala	97	3,5	32,1	150	-3,9	21,7	161	-6,1	25,3	17	0,1	21,4	13	0,0	9,6	2,36	-

Tabla 3.10. ANOVA efectuado para analizar la diferencia entre los grupos de locomoción no-aérea en los valores de %PE obtenidos con cada modelo RS y RM. Las abreviaturas de los grupos ecológicos aparecen en el texto. SD indica la desviación estándar de los valores medios de cada grupo. ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; - $p > 0,05$. Abreviaturas de las medidas esqueléticas en Cap.2l, ap. 2.1.

4. Masa corporal de las aves basales

4.1. Inferencias resultantes

Como se ha visto, los modelos RM obtenidos (Tabla 3.8) son altamente predictivos sobre individuos no incluidos en los análisis (esto es, son generalizables) y minimizan los posibles errores procedentes de sesgos estadísticos, filogenéticos, adaptativos y, en menor grado, tafonómicos. De esta forma, se puede considerar que las masas estimadas con ellos para los especímenes de aves basales mesozoicas son apropiadas, al estar poco sesgadas (Tabla 3.11).

El rango de masa corporal de los especímenes de *Archaeopteryx*, las aves más basales, abarca desde poco menos de 200 g hasta algo más de 1 kg. Dentro de este taxón, el llamado espécimen de Solnhofen resulta especialmente grande, ya que su masa se estimó en 1088 g, valor similar al de una hembra de halcón peregrino, valor que resulta ser más del doble del obtenido en el resto de los *Archaeopteryx*, que no superan los 450 g. También es llamativo el pequeño tamaño del espécimen de Eichstätt, al que se le estimó una *M* de 176 g (similar a la de un cernícalo). Las masas estimadas para los especímenes de Londres (450 g), Thermopolis (264 g) y Berlín (343 g) les asemejan al tamaño de una urraca. Las diferencias de tamaño dentro de Archaeopterygidae se pueden atribuir a los diferentes estados ontogenéticos que representan estos fósiles dentro de una misma especie, *Archaeopteryx lithographica* (Houck *et al.* 1990, Chiappe 2007, Erickson *et al.* 2009), o bien podrían ser indicativas de la presencia de más de una especie, destacando la descripción del espécimen de Eichstätt como *A. recurva*, en base a rasgos dentales (Howgate 1984), y la del espécimen de Solnhofen como *Wellnhoferia grandis*, lo que se apoya en algunas diferencias de la cola y los huesos del pie (Elzanowski 2001, 2002-cap6, Mayr *et al.* 2007, Wellnhofer 2008).

Los dos especímenes estudiados de *Jeholornis prima*, el otro taxón analizado de aves “colilargas”, muestran una notable diferencia de tamaño, ya que la masa estimada para el espécimen V13274 (1516 g) es un tercio mayor que la del espécimen V13353 (983 g). Esta diferencia de tamaño se puede imputar nuevamente al estado ontogenético, ya que el fósil más pequeño se considera un individuo juvenil (Zhou y Zhang 2003).

Dentro de Sapeornithidae, uno de los taxones basales de Pigostylia, la masa corporal estimada es similar en los tres especímenes de *Sapeornis chaoyangensis*

considerados como adultos (V12698 = 900 g, V13275 = 1.041 g y V13276 = 1.038 g). En cambio, la estimación para el espécimen DNHM 3078 es la mitad que la de los anteriores (491 g). Esta variación parece deberse también a una diferencia de edad, ya que Gao *et al.* (2012) describieron a este individuo como un juvenil, presumiblemente de menos de un año.

Los individuos estudiados de Confuciusornithidae, otro *stem-taxa* de Pigostylia, también muestran un amplio rango de tamaños (Tabla 3.11). El fósil de *Eoconfuciusornis*, que es el miembro más antiguo del taxón (Cap.2: Tabla 2.1), es también el más pequeño, con una masa que ha sido estimada en 217 g. El resto de individuos pertenecen al género *Confuciusornis* y sus masas corporales varían entre los 844 g del espécimen V11370 y los 371 g de V11372. La diferencia de tamaño entre estos individuos no parece poder atribuirse a un diferente estado ontogenético, ya que ninguno de ellos muestra características juveniles (Chiappe *et al.* 2008). Debido a la gran cantidad de individuos disponibles de esta especie, algunos autores han estudiado la diferencia de tamaño dentro de *Confuciusornis* en más de cien especímenes. Los trabajos de Peters y Peters (2009 y 2010) sostienen que la explicación más plausible para este fenómeno es la existencia de un acusado dimorfismo sexual. Sin embargo, estas diferencias de tamaño no se relacionan con la presencia de plumas rectrices en los fósiles (Chiappe *et al.* 2008), que podría ser un carácter del plumaje indicativo de dimorfismo (como ocurre en muchas aves actuales), pues recientemente se han obtenido evidencias histológicas de esta hipótesis (ver Chinsamy *et al.* 2013). Chiappe *et al.* (2008 y 2010) proponen otras alternativas para las diferencias de tamaño observadas, como la presencia de más de una especie, o la más plausible para los autores, que es la de que *Confuciusornis* presentara un patrón de crecimiento lento y ajustado a una curva sigmoideal, al igual que ocurre en los dinosaurios no avianos (Erickson *et al.* 2001), por lo que los fósiles corresponderían a una serie de edades dentro de la especie *C. sanctus*.

Dentro de los Ornithothoraces, las enantiornitas estudiadas muestran unas estimaciones de masa corporal comprendidas entre 437 y 39 g (Tabla 3.11). El espécimen más pesado es *Pengornis*, con 437 g (similar al peso de una lechuza), seguido de *Longypteryx*, con 193 g, y de *Otogornis*, con 171 g. Todas las demás enantiornitas están por debajo de los 90 g. La masa de *Proptopteryx*, la enantiornita más antigua de la muestra (y uno de los primeros registros del grupo; Cap.2: Tabla 2.1), se estimó en unos 70 g, es decir, el tamaño de un estornino. Por otra parte, *Longirostravis*

es la enantiornita a la que se le ha estimado un menor tamaño, con 39 g (comparable al de una alondra). Hay que mencionar también que las dos especies estudiadas procedentes del yacimiento español de Las Hoyas, *Concornis lacustris* y *Eoalulavis hoyasi*, dieron valores de 70 g y 45 g, respectivamente.

Dentro de los Ornithothoraces, las aves basales del clado donde se originan las neognatas (Ornithuromorpha) muestran un rango de tamaños relativamente amplio, desde 88 a 820 g (Tabla 3.11). Las ornithuromorfes más basales, *Archaeorhynchus* y *Zhongjianornis*, tienen unas estimaciones de masa de 272 g y 570 g, respectivamente. *Longicrusavis* y *Hongshanornis* son las más pequeñas del grupo estudiado, con una masa corporal aproximada de 90 g. En cambio, las siguientes en un orden filogenético son más grandes: 321 g para *Yixianornis*, 820 g para *Jianchangornis*, y 772 g y 618 g para cada individuo de *Yanornis*. Los especímenes de *Gansus* han sido estimados en torno a 160 g. Por último, los dos representantes del Cretácico Superior, *Apsaravis ukhaana* e *Ichthyornis dispar*, tienen estimaciones de 184 g y 248 g, respectivamente.

Tabla 3.11 (página siguiente). Estimaciones de masa corporal (M) para los especímenes estudiados de aves basales, a partir de las RM correspondientes a cada taxón. Los límites superior e inferior (L.S. y L.I.) se han calculado como $M \text{ predicha} \pm |\%MPE|$. En aquellos especímenes no estudiados directamente, las letras indican la procedencia de las imágenes en las que se tomaron las medidas: ^a Wellnhofer (2008), ^b Gao *et al.* (2012), ^c fotos proporcionadas por L. Chiappe, ^d fotos proporcionadas por J. O'Connor, ^e Zhang *et al.* (2004), ^f O'Connor *et al.* (2010), ^g Clarke y Norell (2002), ^h Clarke (2004). Las fuentes de los valores de masa publicados se indican por números: ¹ Yalden (1984), ² Seebacher (2001), ³ Sanz *et al.* (2002), ⁴ Atanassov y Strauss (2002), ⁵ Turner *et al.* (2007), ⁶ Wang *et al.* (2012), ⁷ Liu *et al.* (2012), ⁸ Allen *et al.* (2013), ⁹ Elzanowski (2002), ¹⁰ Benson *et al.* (2014). El símbolo † indica los valores de masa calculados con la ecuación alométrica basada en la variable HAF, ajustada por Field *et al.* (2013).

3. ESTIMACIÓN DE MASAS Y EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN AVES BASALES

Especie	Especimen	M (kg)	%MPE L.I.	%MPE L.S.	Estimaciones publicadas de M (kg)
<i>Archaeopteryx lithographica</i> ^a	BMNH 37001	0.450	0.366	0.535	0.497 ¹ 0.214-0.242 ⁴ 0.770 ⁶ 0.468 ⁹
<i>A. lithographica</i> ^a	HMN 1880/1881	0.343	0.279	0.408	0.363 ¹ 0.250 ² 0.138-0.172 ⁴ 0.530 ⁶ 0.066-0.132 ⁸ 0.276 ⁹ 0.188 ¹⁰
<i>A. lithographica</i> ^a	JM 2257	0.176	0.143	0.209	163 ¹ 0.057-0.066 ⁴ 0.174 ⁹
<i>A. lithographica</i> ^a	BMMS 500	1.088	0.883	1.292	0.265-0.330 ⁴ 0.500 ⁵ 0.992 ¹⁰
<i>A. lithographica</i> ^a	WDC-CSG-100	0.264	0.214	0.313	0.47 ⁶
<i>Jeholornis prima</i>	IVPP 13274	1.516	1.254	1.779	0.601-1.117 ⁷ 2.598 ¹⁰
<i>J. prima</i>	IVPP 13353	0.983	0.813	1.153	0.285-0.856 ⁷ 0.411 [†]
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	IVPP 12698	0.900	0.752	1.049	0.726 ⁵ 0.759-0.856 ⁷ 1.900 ¹⁰
<i>S. chaoyangensis</i>	IVPP 13275	1.041	0.869	1.212	0.681-1.225 ⁷
<i>S. chaoyangensis</i>	IVPP 13276	1.038	0.866	1.209	0.713-0.712 ⁷
<i>S. chaoyangensis</i> juv. ^b	DNHM 3078	0.491	0.410	0.572	-
<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i> ^c	IVPP 11977	0.217	0.181	0.254	0.21 ⁶ 0.167 ¹⁰
<i>Confuciusornis</i> sp	IVPP 11370	0.844	0.702	0.987	0.260-0.582 ⁷
<i>Confuciusornis sanctus</i>	IVPP 11372	0.371	0.308	0.434	0.164-0.291 ⁷
<i>C. sanctus</i>	IVPP 11374	0.520	0.432	0.608	-
<i>C. sanctus</i>	IVPP 11375	0.429	0.356	0.501	-
<i>C. sanctus</i>	IVPP 11640	0.762	0.633	0.891	-
<i>C. sanctus</i>	MCFO-0374	0.550	0.457	0.643	-
<i>Pengornis houi</i>	V 15336	0.437	0.352	0.521	0.235-0.557 ⁷ 0.159-0.311 ⁸
<i>Cathayornis yandica</i>	V 9169	0.063	0.051	0.076	0.061 ³ 0.062-0.095 ⁷ 0.023 ¹⁰
<i>Cuspirostrisornis houi</i>	V 10897	0.070	0.056	0.083	-
<i>Eocathayornis walkeri</i>	V 10916	0.056	0.045	0.067	0.042 ⁷
<i>Eoenantiornis buhlerei</i>	V 11537	0.080	0.065	0.096	0.061 ⁷ 0.109 ¹⁰
<i>Longchengornis sanyanensis</i>	V 10530	0.086	0.070	0.103	0.084 ¹⁰
<i>Otogornis genghisi</i>	V 9607	0.171	0.137	0.206	0.085 ⁷
<i>Longirostravis hani</i>	V 11309	0.039	0.032	0.047	0.043-0.054 ⁷ 0.031 ¹⁰
<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12325	0.193	0.155	0.230	0.127-0.510 ⁷ 0.130 ¹⁰
<i>Rapaxavis pani</i> ^d	DNHM D2522	0.047	0.038	0.056	0.063 ⁷ 0.016 ¹⁰
<i>Protopteryx fengningensis</i>	V 11665	0.070	0.057	0.084	0.036 ¹⁰
<i>Vescornis hebeiensis</i> ^e	NIGPAS 130722	0.050	0.040	0.059	0.043-0.114 ⁷ 0.037 ¹⁰
<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	0.070	0.056	0.084	0.079 ³ 0.046 ¹⁰
<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	0.045	0.036	0.054	0.055 ¹⁰ 0.031 [†]
<i>Archaeorhynchus spathula</i>	V 14287	0.272	0.219	0.325	0.171-0.258 ⁷ 0.167 ¹⁰ 0.171 [†]
<i>Yixianornis grabaui</i>	V 12631	0.321	0.259	0.383	0.100 ⁵ 0.142-0.213 ⁷ 0.136-0.266 ⁸ 0.315 ¹⁰ 0.208 [†]
<i>Zhongjianornis yangi</i>	V 15900	0.570	0.459	0.680	0.279-0.363 ⁷ 0.392 [†]
<i>Yanornis martini</i>	V 12558	0.772	0.622	0.921	0.336-0.557 ⁷ 1.492 ¹⁰
<i>Y. martini</i>	V 10996	0.618	0.498	0.738	-
<i>Jianchangornis microdonta</i>	V 16708	0.820	0.661	0.979	0.304-0.739 ⁷
<i>Hongshanornis longicresta</i>	V 14533	0.088	0.071	0.105	0.049-0.077 ⁷ 0.031 ¹⁰
<i>Longicrusavis houi</i> ^f	PKUP IVPP1069	0.089	0.072	0.106	-
<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04CM003	0.156	0.126	0.187	0.109 ¹⁰ 0.397 [†]
<i>G. yumenensis</i>	CAGS 04CM004	0.162	0.130	0.195	-
<i>Apsaravis ukhaana</i> ^g	IGM 100/1017	0.184	0.147	0.221	0.100 ⁵ 0.115 ¹⁰ 0.361 [†]
<i>Ichthiornis dispar</i> ^h	YPM 1450	0.248	0.160	0.386	-

4.2. Comparación de los resultados con estimaciones publicadas previamente

En la tabla 3.11 aparecen también las masas estimadas para algunos especímenes calculadas previamente, que han sido obtenidas por diferentes autores mediante reconstrucciones corporales o aplicando las ecuaciones RS de la tabla 3.1. Las masas estimadas con los modelos RM han sido considerablemente mayores que las calculadas con los modelos de reconstrucción corporal, como en el caso de las predicciones para el *Archaeopteryx* de Berlín obtenidas por Yalden (1984), Seebacher (2001) y Allen *et al.* (2013), o las predicciones de este último para *Pengornis* y *Yixianornis*. Las estimaciones obtenidas aquí también son mayores que las propuestas para el *Archaeopteryx* de Solnhofen y los holotipos de *Sapeornis*, *Yixianornis* y *Apsaravis*, publicadas en Turner *et al.* (2007), obtenidas mediante una ecuación alométrica para LF ajustada a partir de una reconstrucción volumétrica llevada a cabo por Christiansen y Fariña (2004). En ningún caso las predicciones previas de estos autores se sitúan dentro del intervalo de confianza obtenido con nuestros modelos. Este desacuerdo en los resultados probablemente se deba a los errores en la estimación de la densidad corporal y de la proporción de tejidos usados en las reconstrucciones (ver Grand 1990, Campione y Evans 2012). Esta sugerencia es congruente con el hecho de que la estimación de la masa para un mismo espécimen sea notablemente diferente usando cada método volumétrico: para *Archaeopteryx* HMN-1880, Seebacher (2001) estimó un valor de 250 g, mientras que Allen *et al.* (2013) obtuvieron el rango 66–132 g; en el caso de *Yixianornis*, Turner *et al.* (2007) estimaron 100 g, mientras que Allen *et al.* (2013) calcularon un rango de 136–266 g.

En el caso de las ecuaciones alométricas, las estimaciones de M de nuestros modelos RM son más cercanas a las predicciones obtenidas con aquellas funciones RS basadas en una variable osteológica en la que el espécimen extinto se sitúa próximo a la recta de regresión de las neognatas (Fig. 3.5). Este es el caso, por ejemplo, de las estimaciones para los *Archaeopteryx* de Londres, Berlín y Eichstätt obtenidas a partir de la diáfisis del fémur por Yalden (1984) y Elzanowski (2002). También hay coincidencia con las estimaciones basadas en la longitud del fémur para *Eoconfuciusornis* (en Wang *et al.* 2012) y dos enantiornitas, *Concornis* y *Cathayornis* (en Sanz *et al.* 2002). Un poco más dudoso es el caso de *Hongshanornis*, ya que aunque su valor se sitúa cerca de

la recta de regresión para la variable LF , la M obtenida (88 g) es significativamente mayor que los valores obtenidos por Chiappe *et al.* (2014) aplicando diferentes funciones, 12 , 50 y 64 g. Aunque la última estimación de Chiappe (obtenida aplicando la ecuación de Peters y Peters 2009) sí se encuentra muy cerca del intervalo de confianza (Tabla 3.11).

Aquellas ecuaciones RS basadas en variables para las que los especímenes extintos se sitúan más distantes de la recta de regresión (incluso dentro del intervalo de confianza de las aves modernas) tienden a infraestimar o sobreestimar la M obtenida por los modelos RM. Este es el caso de las M estimadas por Wang *et al.* (2012) para tres especímenes de *Archaeopteryx* a partir de la LF , las cuales resultan mayores que nuestras estimaciones, situándose fuera de los intervalos de confianza (Tabla 3.11). La razón es que, comparado con las aves voladoras modernas, estos individuos de *Archaeopteryx* tienen un fémur más largo de lo esperable por su tamaño (Fig. 3.5: LF). Por esta razón, se considera que la longitud del fémur no es adecuada para estimar la masa corporal de *Archaeopteryx*, pese a haber sido ampliamente usada al respecto (vg. Sanz *et al.*, 2002; Longrich, 2006; Turner *et al.* 2007; Nudds y Dyke 2010, Wang *et al.* 2012, Balanoff *et al.* 2013). De hecho, Field *et al.* (2013) han sugerido que la medida LF es poco apropiada incluso para llevar a cabo estimaciones dentro del clado de las neognatas, debido a su elevada variabilidad.

Comparadas con nuestras predicciones a partir de RM, las ecuaciones alométricas basadas en la longitud del húmero y la diáfisis de la tibia, ajustadas por Liu *et al.* (2012), subestiman la M en todos los fósiles estudiados (Tabla 3.11). Concretamente, LH proporciona estimaciones muy bajas en todos los miembros de taxones basales, excepto enantiornitas. Esta subestimación también se produce respecto a nuestro modelo RS basado en LH (Anexo 3) y es independiente de la relación observada entre LH y el resto de variables (Fig. 3.5). Es probable que el modelo de Liu *et al.* esté afectado negativamente por la presencia de no pocos *outliers* (ver figura 2 en Liu *et al.* 2012), lo que hace que su ajuste sea menos eficaz (R^2 más bajo) y su pendiente menor, que es lo que provoca la tendencia generalizada a subestimar. Por ello, pese a su gran tamaño muestral, las predicciones de M mediante LH en Liu *et al.* (2012) deben ser tomadas con cautela. Sus estimaciones basadas en la diáfisis de la tibia dan sobrestimaciones e infraestimaciones respecto a las nuestras, aunque en este caso son

más próximas. Desafortunadamente, esta variable no está presente en nuestra base de datos, por lo que no podemos analizar el origen de la discrepancia.

Los valores de masa corporal estimados por Atanassov y Strauss (2002) para cuatro especímenes de *Archaeopteryx* usando funciones multivariadas (RM y RCP) son notablemente más bajos que los valores de masa obtenidos en este estudio. Esta diferencia tampoco ha podido ser analizada, ya que estos autores no proporcionan sus funciones ni especifican las variables osteológicas empleadas en su ajuste (se trata de una comunicación tipo póster a un congreso). Por tanto, sus estimaciones se deben considerar también cautelosamente.

Como se discutió anteriormente, el estudio reciente de Field *et al.* (2013) propone un modelo simple altamente predictivo para las aves modernas, basado en la longitud de la faceta glenoidea del coracoides (*HAF*). Por ello, su ecuación ha sido aplicada sobre siete aves mesozoicas de nuestra base de datos en los que se pudo tomar dicha medida inequívocamente (Anexo 2), con el objetivo de comparar sus estimaciones con las obtenidas desde los modelos RM (Tabla 3.8). Ninguna de las estimaciones de *M* obtenidas a partir de la variable *HAF* se sitúa dentro del intervalo de confianza de nuestras predicciones (Tabla 3.11). De los siete taxones analizados, los dos que pertenecen a las formas más derivadas, *Apsaravis* y *Gansus*, alcanzan valores de masa que doblan a las nuestras. En cambio, la masa corporal obtenida desde *HAF* está claramente subestimada respecto a nuestras estimaciones en los otros cinco taxones (*Jeholornis*, *Eoalulavis*, *Archaeorhynchus*, *Yixianornis* y *Zhongjianornis*), los cuales tienen una posición más basal (Cap.2: Fig. 2.8). Estas diferencias se pueden deber a variaciones estructurales de la anatomía del hombro en los grupos basales avianos, dadas las diferencias en la cavidad glenoidea discutidas anteriormente (ver sección 3.2 de este capítulo). En tal caso, la faceta glenoidea del coracoides sería más corta en los taxones más basales que en las aves modernas, lo que nuevamente indica que no se puede asumir un escalado isométrico para esta variable.

Finalmente, el estudio reciente de Benson *et al.* (2014) ha propuesto estimaciones de *M* para varias aves mesozoicas basadas en la diáfisis antero posterior y mediolateral del fémur. Comparados con los valores de masa obtenidos en esta memoria, la mayoría de estas estimaciones son más bajas, exceptuando a los especímenes de *Jeholornis*, *Sapeornis* y *Yanornis*, cuyas masas están sobrestimadas en gran medida. Esta discrepancia surge probablemente porque Benson *et al.* (2014)

derivan sus ecuaciones a partir de una base de datos compuesta de tetrápodos cuadrúpedos que no incluye ningún ave (Campione y Evans 2012). La razón es que el fémur soporta diferentes cargas en bípedos y cuadrúpedos durante la locomoción: en las aves, el peso corporal lo soportan únicamente los miembros posteriores, mientras que en cuadrúpedos la carga del peso se comparte por las extremidades anteriores y posteriores (ver Carrano 1998, De Margerie *et al.* 2005, Farke y Alicea 2009). Sin embargo, hay que mencionar que los intervalos de MPE obtenidos en esta memoria se solapan con los de Benson *et al.* (2014), que se basan a su vez en los intervalos del 25% proporcionados por Campione y Evans (2012). Dado que los valores de MPE representan una media de los residuales respecto a una tendencia común, esto sugiere que ambas aproximaciones dependen de una base común, pese a que la base de datos y la metodología empleadas sean muy diferentes (N. Campione: comunicación personal).

Tendencias evolutivas del tamaño corporal en aves basales

Es bien conocido que, dentro de los dinosaurios terópodos, en el curso de la evolución del clado Coelurosauria (Gauthier 1986) se produjo una tendencia general a reducir el tamaño corporal (Serenó 1999, Xu y Norell 2004, Carrano 2006, Lee *et al.* 2014). Esta miniaturización también se ha identificado en el linaje Paraves (Fig. 3.8; Turner *et al.* 2007, Novas *et al.* 2012, Puttick *et al.* 2014), taxón que agrupa a las aves con los dromeosaurios y los troodontidos (Serenó 1997). Benson *et al.* (2014) encontraron tasas de evolución elevadas dentro del clado Maniraptora, las cuales, sugieren que podrían ser consecuencia de una disminución de tamaño. La reducción del tamaño a lo largo del linaje parece haber jugado un papel fundamental en el origen de las aves y del vuelo (Norell y Makovicky 1999, Xu *et al.* 2000, Padian 2001, Zhou 2004, Buffetaut *et al.* 2005, Lee *et al.* 2014). Sin embargo, también se han identificado patrones de aumento de tamaño clado-específicos en algunos grupos no avianos de estos taxones (vg. Xu y Norell 2004, Xu *et al.* 2007, Turner *et al.* 2007). Todos estos análisis emplearon como estimadores de tamaño la longitud del fémur (*LF*), o bien la longitud del tronco.

Dentro del clado Aves, las posibles tendencias al cambio de tamaño se han analizado en dos trabajos. Por un lado, empleando una metodología estadística dudosa, Hone *et al.* (2008) obtienen una tendencia general de aumento de tamaño para las aves basales. Mientras tanto, Butler y Goswami (2008), usando una metodología más adecuada, concluyen que no existe evidencia que apoye un cambio direccional sostenido en el tamaño de las aves basales. Ambos trabajos también emplearon la longitud del fémur como estimador del tamaño corporal. Sin embargo, *LF* muestra una notable variación morfológica entre las neognatas debido a sus diferentes adaptaciones (ver Tablas 3.9, 3.10; Habib y Ruff 2008, Hinic Frlog y Motani 2010, Campione *et al.* 2014), por lo que podría no ser un buen estimador del tamaño de las aves más basales (Field *et al.* 2013, Dececchi y Larsson 2013, Lee *et al.* 2014). Dado que en este capítulo se han obtenido estimaciones de masa corporal que se consideran poco sesgadas y se tiene una buena representación filogenética de las aves basales, en este apartado se

realizará una aproximación para estudiar cómo evolucionó el tamaño corporal de las aves a lo largo del Mesozoico. Para ello, se someterán a prueba tres posibles hipótesis para explicar la variación temporal en tamaño:

- Hipótesis 1 (nula): ausencia de cambio direccional, tal como concluyen Butler y Goswami (2008).
- Hipótesis 2: incremento de tamaño hacia el *crown-group* (conocido como regla de Cope), propuesto por Hone *et al.* (2008).
- Hipótesis 3: tendencia a disminuir el tamaño, sugerido por Sanz (2002), que implicaría continuar con la tendencia observada en Coelurosaurios y Paraves.

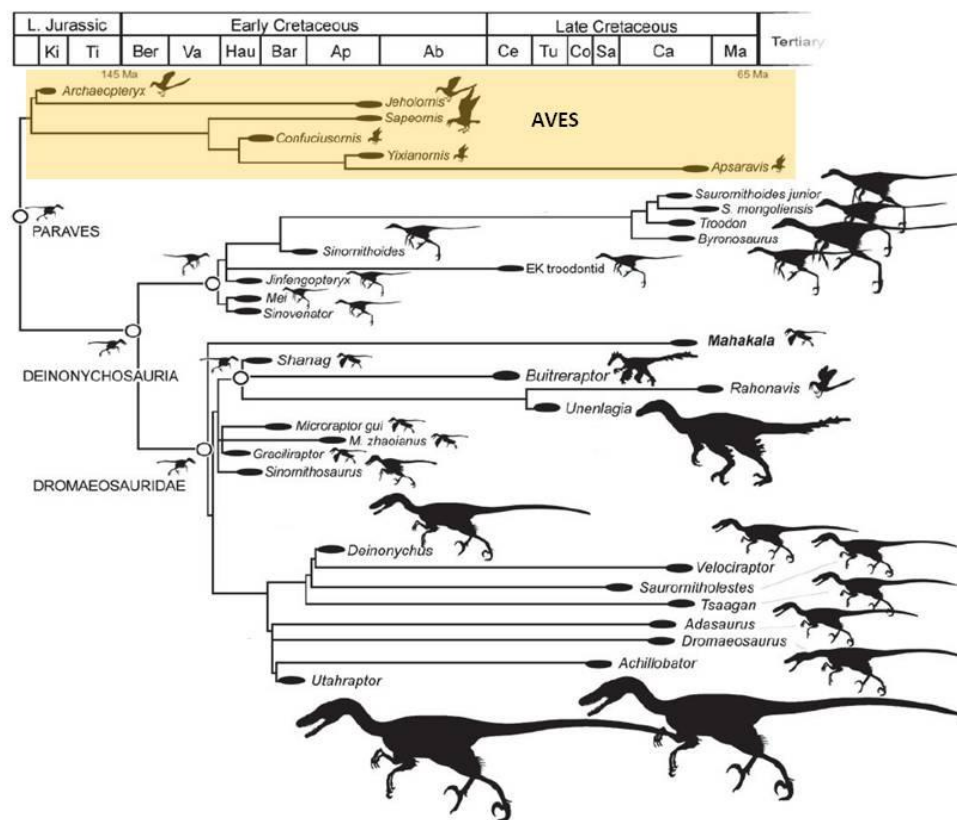


Figura 3.8. Filogenia de Paraves con las ramas proporcionales a la duración de los linajes. Las siluetas están escaladas al tamaño corporal obtenido a partir de la longitud del fémur. Tomada de Turner *et al.* (2007).

Para realizar este estudio se tomaron como estimadores del tamaño, por una parte, los valores de masa M calculados para las aves basales (Tabla 3.11) y, por otra, sus

longitudes de fémur, a efectos de comparar los resultados. El análisis se ha realizado sobre un cladograma de 27 taxones avianos del Mesozoico, cuyas ramas se escalan en millones de años (ver Cap.2, ap.5.1), y se analizaron tres niveles: el clado Aves completo, el clado Pygostylia y el clado Ornithothoraces.

En primer lugar, se contrastó la presencia de señal filogenética para ambos caracteres (M y LF) en el cladograma aviano, siguiendo la metodología explicada en el capítulo 2 (ap.5.2). Esto es importante en términos estadísticos (Revell 2010) y para la reconstrucción correcta de los nodos (Laurin 2004). Tanto M como LF muestran una señal filogenética muy significativa en los tres clados analizados ($p < 0,0001$).

A continuación, la tendencia al aumento en tamaño en las aves basales se contrastó analizando la relación entre los valores de los nodos para cada variable y su altura en el árbol. La reconstrucción de estados ancestrales (esto es, los valores nodales) se llevó a cabo mediante *square change parsimony* (SCP; Maddison 1991), método que permite obtener estimaciones bastante fiables (Polly 2001, Laurin 2004) y no hace asunciones sobre el modelo evolutivo seguido por los caracteres (Webster y Purvis 2002) (ver Cap.2, ap.5.4). La reconstrucción de ancestros mediante SCP para testar tendencias se ha empleado ya por Carrano (2000) y Yates (2004), siendo el método usado por Butler y Goswami (2008) para optimizar los valores de LF en su árbol calibrado para estudiar la tendencia del tamaño en las aves Mesozoicas. Sin embargo, los valores SCP de cada nodo influyen sobre los valores del resto de los nodos, por lo que no se puede asumir que sean independientes (Laurin 2010). Por ello, la significación estadística de la relación ha sido testada mediante un intervalo de confianza para la pendiente, obtenido a partir de un remuestreo aleatorio (*bootstrapping*) de 2000 repeticiones, que es un método no paramétrico (ver Quinn y Keough 2001). Como los tests no paramétricos son menos eficaces que los paramétricos, también se ha analizado la tendencia empleando los valores de los nodos obtenidos por contraste independiente (CI, ver Cap.2, ap.5.4) en vez de los valores SCP, ya que los CI sí se pueden contrastar paramétricamente. La relación entre la altura de cada nodo desde la base y sus valores de CI también puede servir para contrastar tendencias evolutivas direccionales (Midford *et al.* 2006).

En este caso no hay diferencias entre utilizar M o LF como estimadores del tamaño corporal de las aves basales. En ambos tipos de análisis (con reconstrucciones ancestrales SCP y CI) los resultados son los mismos: una tendencia significativa a

reducir el tamaño en el conjunto del clado Aves, pero no en Pygostylia ni en Ornithothoraces (Tabla 3.12), lo que se puede observar en un cladograma optimizado para los valores SCP de la masa corporal (Fig. 3.9).

Clado	Var. Y	N	valor nodal SCP			valor nodal CI		
			R^2	b	I.C. b (Bootstrap.)	R^2	b	p-valor
Aves	M	26	0,348	-0,007	(-0,010, -0,002)*	0,163	-0,005	0,021*
	LF	23	0,600	-0,003	(-0,004, -0,002)*	0,228	-0,002	0,009**
Pygostylia	M	23	0,050	0,000	(-0,007, 0,004)	0,006	-0,001	0,359
	LF	20	0,150	0,000	(-0,003, 0,0003)	0,010	-0,001	0,334
Ornithothoraces	M	20	0,026	0,002	(-0,003, 0,013)	0,043	0,004	0,19
	LF	17	0,019	0,001	(-0,002, 0,004)	0,047	0,001	0,194

Tabla 3.12. Regresiones OLS entre la altura de los nodos desde la base del cladograma (variable X) y sus valores reconstruidos de M y LF (variables Y) mediante los métodos SCP y CI.

(*) Relación significativa y (**) muy significativa.

Esto significa que la tendencia ancestral a la miniaturización descrita en coelurosaurios y paravianos (Serenó 1999, Xu y Norell 2004, Carrano 2006, Turner *et al.* 2007, Novas *et al.* 2012, Lee *et al.* 2014, Puttick *et al.* 2014, Benson *et al.* 2014) se mantuvo en el clado Aves hasta el origen de Pygostylia; es decir, se aceptaría la hipótesis 3, sugerida por Sanz (2002), hasta ese nodo. Esta tendencia no ha sido identificada por Butler y Goswami (2008), pese a que su metodología y tamaño muestral fueron muy similares a los empleados en esta memoria. Probablemente la discrepancia se deba a que dichos autores solo incluyeron a *Archaeopteryx* como ave “colilarga” anterior a Pygostylia. En cambio, en este análisis se han incluido también a las “colilargas” *Jeholornis* y *Wellnhoferia*, este último como taxón separado de los otros miembros de Archaeopterygidae (siguiendo a Elzanowski 2001, 2002, Mayr *et al.* 2007 y Wellnhofer 2008), ambos de mayor tamaño que la mayoría de los miembros de Pygostylia.

En cambio, la variación en tamaño a partir de Pygostylia se puede interpretar como un fenómeno difusivo, al no mostrar una tendencia direccional clara, por lo que en este caso se aceptaría la hipótesis 1. Se ha propuesto que en las aves ocurrió una primera radiación adaptativa en la base de Pygostylia, favorecida por una aceleración de la tasa de cambio en las proporciones de los elementos de la extremidad posterior y un

aumento de la cladogénesis en el seno del taxón (Benson *et al.* 2013). Esta radiación adaptativa en la base de Pygostylia es consistente con la hipótesis de evolución músculo-esquelética durante la transición dinosaurios no avianos-aves (Gatesy y Dial 1996), pues la reducción de la cola implicaría su desacoplamiento del módulo posterior (caudofemoral) y su acoplamiento con el anterior (pectoral). Dado que la cola juega un papel aerodinámico importante en muchas aves modernas (Balmford *et al.* 1993, Thomas 1993, 1996), este acoplamiento funcional indicaría una mejora sustancial de la capacidad de vuelo en las aves extintas de Pygostylia en comparación con las aves “colilargas” más basales. En este escenario morfofuncional, las aves de este clado radiaron en tamaño en dos órdenes de magnitud (entre los casi 40 g estimados para *Longirostravis* y los más de 1100 g estimados para uno de los ejemplares de *Sapeornis*).

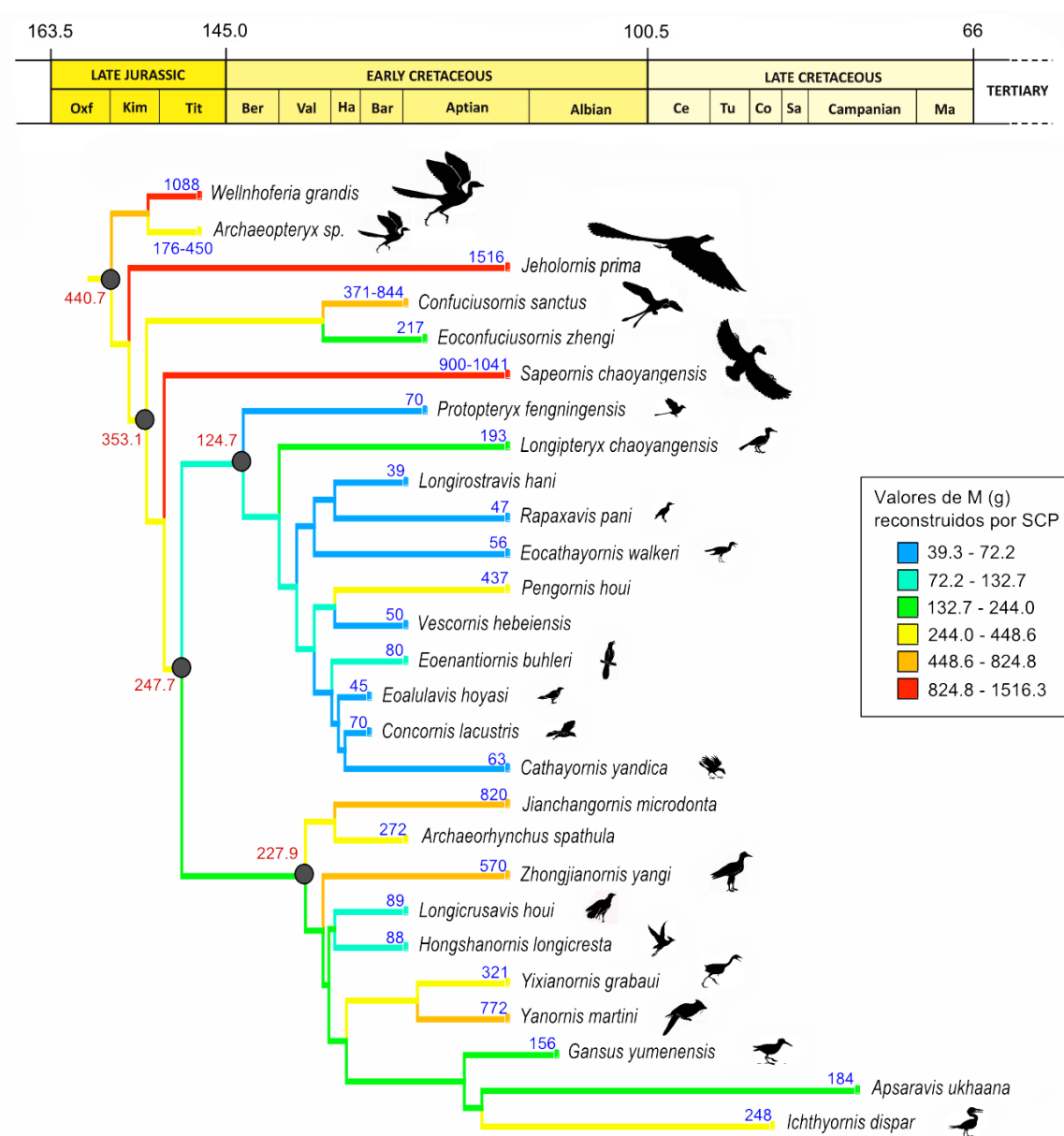


Figura 3.9. Cladograma con los 27 taxones de aves basales sobre los que se ha contrastado el cambio direccional del tamaño corporal. Las ramas se escalan en millones de años, con una longitud mínima de 2 Ma (ver Cap.2, Ap. 5.1). En cada taxón terminal se indica el valor de M estimado (números azules) de la tabla 3.11. Los valores de taxones con más de un individuo se obtuvieron mediante su promedio. Los colores indican el valor del nodo reconstruido mediante el método SCP. Los valores de M reconstruidos por SCP en los nodos Aves, Pygostylia, Ornithothoraces, Enantiornithes y Ornithuromorpha, son indicados en rojo. El tamaño de las siluetas es proporcional a la M estimada.

En definitiva, parece probable que las aves más basales, con una anatomía más primitiva, se vieran sometidas a una presión de selección para reducir el tamaño corporal, como requerimiento básico para el desarrollo del vuelo. A partir del nodo Pygostylia, la adquisición de toda una serie de caracteres que mejoraron las capacidades básicas de vuelo (vg. reducción de la cola y cambio de módulos, fusión de elementos de la muñeca, configuración más moderna del hombro -excepto en *Confuciusornis*-, etc.), permitió que esta presión de selección se relajara (pudiendo aparecer otras) mientras el tamaño corporal variaba de forma difusiva.

AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO

*If birds can glide for long periods of time, then... why
can't I?*

*(Si los pájaros pueden planear durante largos períodos de
tiempo, entonces... ¿por qué yo no?)*

Orville Wright

Antecedentes y Problemática

1. Variables básicas y parámetros aerodinámicos

Como se ha visto en el capítulo anterior, el tamaño (aproximado por la masa corporal) es un carácter fundamental para cualquier animal, incluidas las aves, debido a que se relaciona con numerosos aspectos de su ecología y de su fisiología (Kleiber 1947, McMahon y Bonner 1983, Calder 1984, Damuth y Mcfadden 1990, Marzluff y Dial 1990, Palmqvist *et al.* 1996, Gillooly *et al.* 2001, 2002, Clauset *et al.* 2009, McClain y Boyer 2009). El tamaño influye de manera relevante en el modo de locomoción de los organismos. Pero además de la masa, para seguir profundizando en el estudio del vuelo de las aves hay que analizar otros aspectos biométricos principalmente relacionados con las alas, ya que son las estructuras anatómicas que permiten el desplazamiento a través del aire de un ave. Como se vio en el capítulo 1 (ap.2.1), el diseño de un ala maximiza la fuerza de sustentación que contrarresta al peso del ave, y reduce la resistencia aerodinámica que se opone a su avance. Según Pennycuik (2008), las alas de un ave se pueden caracterizar con dos medidas fundamentales: la envergadura (B), que es la longitud desde la punta de un ala hasta la otra, y la superficie de sustentación (S_L), tomada como la superficie total de las dos alas desplegadas junto con la región corporal situada entre ellas. La envergadura se relaciona de forma inversa con la potencia inducida (P_{ind}) necesaria para contrarrestar el peso del ave, lo que indica que cuanto mayor sea B , menor potencia mecánica (P_{mec}) será necesaria para llevar a cabo el vuelo. Por su parte, una mayor superficie alar implica una mayor sustentación, pero también una mayor resistencia aerodinámica.

De manera que para el estudio del vuelo, cualquier ave puede ser representada por un modelo de tres variables básicas: la masa corporal (M), la envergadura (B) y la superficie de sustentación (S_L). A partir de ellas podrán obtenerse una serie de variables derivadas que permitirán profundizar en la caracterización aerodinámica de un ave concreta, como son la carga alar (WL), el alargamiento (AR) y la frecuencia de aleteo (fa). Estos parámetros van a relacionarse principalmente con el coste energético del

vuelo y con la maniobrabilidad, definiendo así el modo en que un determinado ave vuela más eficazmente.

1.- La carga alar indica la cantidad de peso que soportan las alas de un ave (i.e. Mg / S_L), y se relaciona principalmente con la velocidad de vuelo (Tennekes 2009). Aunque WL pueda no ser relevante para la potencia mecánica del ave durante las fases de aleteo (ver Pennycuick 2008), una baja carga alar permite al ave poder volar a menor velocidad durante las fases de planeo. Además, la carga alar también tiene un importante efecto en la capacidad de maniobra del ave, ya que es directamente proporcional al radio de giro en vuelo (Cap.1, ap.2.2). Por tanto, a igualdad de tamaño, una menor carga alar implica una mayor maniobrabilidad (Norberg 2002). En el trabajo de Viscor y Fuster (1987: Fig. 2.2) puede observarse para un mismo rango de M que las aves que realizan planeos prolongados (v.g. rapaces diurnas, albatros) y las que alternan este planeo con fases de aleteo (v.g. gaviotas, rapaces nocturnas) tienen menor WL , que aquellas vuelan mediante un aleteo continuo (v.g. patos, gallináceas). Esto les proporciona mayor capacidad de maniobra, y en algunos casos, les permite transportar cargas adicionales a su propio peso (v.g. rapaces diurnas y nocturnas).

2.- Por otra parte, el alargamiento es una aproximación adimensional de la forma en planta del ala, que representa su relación de aspecto entre longitud y anchura (i.e. B^2 / S_L). Un mayor AR es ventajoso aerodinámicamente porque disminuye la resistencia inducida (Meseguer y Sanz 2007) y la resistencia de perfil de las alas (Pennycuick 2008), lo que provoca que la potencia mecánica requerida para el vuelo sea menor (Cap.1, ap. 2.2). Sin embargo, la ventaja aerodinámica que produce un mayor AR , se contrapone estructuralmente con un aumento en el momento flector soportado por la raíz del ala. Esto indica que las alas más largas y estrechas son aerodinámicamente más eficientes pero mecánicamente menos resistentes y, por tanto, tienen menos capacidad de maniobra. Por tanto, las alas de las aves tienen que cumplir una compensación entre tener un alargamiento lo bastante alto como para volar eficientemente, y ser lo bastante resistentes para soportar el estrés generado por el aleteo y las maniobras de su tipo vuelo.

La representación de las aves modernas en un morfoespacio definido por la carga alar y el alargamiento (Fig. 4.1), muestra cómo diferentes combinaciones de estos dos parámetros aerodinámicos permiten a las neognatas adoptar diferentes modos de vuelo y

estrategias de forrajeo (ver Viscor y Fuster 1987, Rayner 1988, Norberg 2002). En general, los planeadores tienen baja *WL* y se diferencian en que los planeadores dinámicos tienen valores de *AR* mucho más elevados que los planeadores terrestres. Los voladores de alta velocidad, que cazan durante el vuelo, tienen valores moderadamente elevados de *AR* y moderadamente bajos de *WL*. Las aves acuáticas, nadadoras y buceadoras, tienen una *WL* alta y un *AR* relativamente alto. En cambio, las aves que pasan mucho tiempo en tierra y vuelan poco (v.g. Galliformes) que también tienen una elevada carga, tienen un alargamiento bajo. Los paseriformes con vuelo balístico suelen mostrar valores moderadamente bajos en ambos parámetros.

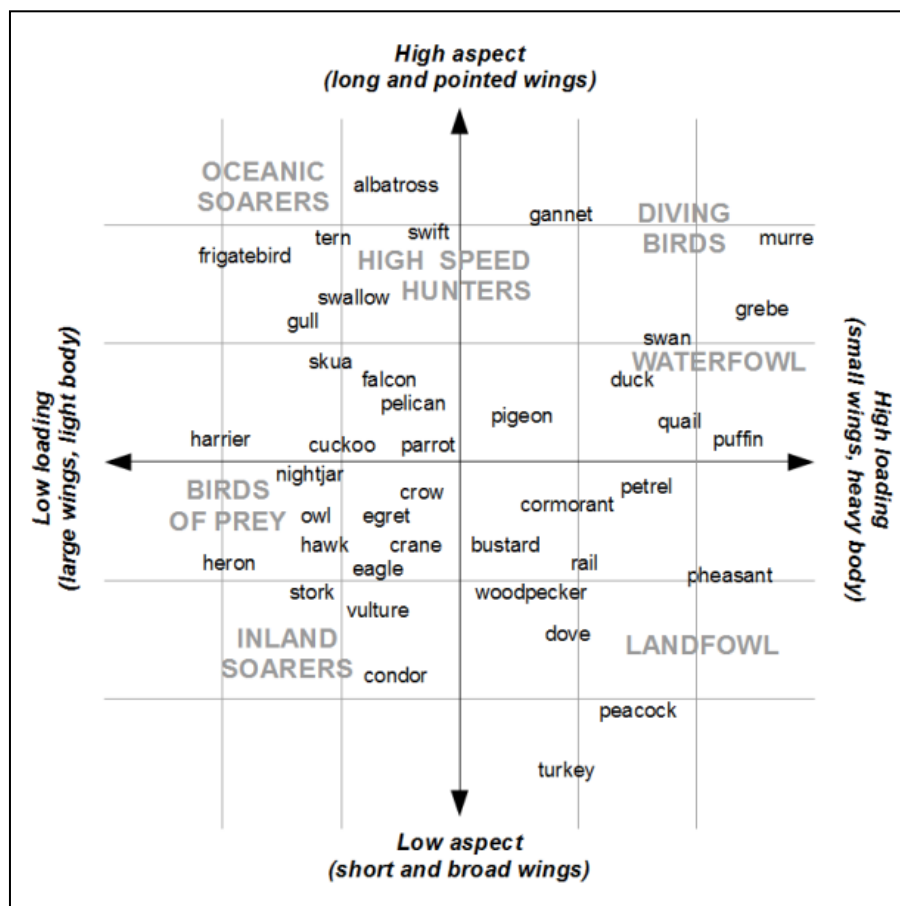


Figura 4.1. Diagrama bivariante entre *WL* y *AR* de las aves voladoras modernas. Modificado de Rayner (1988).

3.- Por último, Pennycuick (1990) determinó que la frecuencia “natural” con la que un ave bate sus alas durante el vuelo (f_a) depende de su masa corporal (M), de su

envergadura (B) y de su superficie de sustentación (S_L), además de factores extrínsecos como la densidad del aire (ρ) y la aceleración gravitatoria (g) (ver Cap.1, ap.2.3). La relación entre estos factores fue corroborada por trabajos sucesivos (v.g. Pennycuik 2001, 2004, Bruderer *et al.* 2010) en los que se incorporaron más taxones a los análisis y, que modificaron la ecuación para incluir al factor q , que es la duración de la fase aleteada respecto a un ciclo completo durante el vuelo de tipo balístico (ver Cap.1, ap.2.3):

$$fa = M^{3/8} (g/q)^{1/2} B^{-23/24} S_L^{-1/3} \rho^{-3/8}$$

La frecuencia de aleteo equivale a la frecuencia de contracción de los músculos de vuelo, ya que estos actúan directamente sobre las alas. Como la potencia generada por unidad de masa muscular depende directamente de la frecuencia de contracción, una mayor fa conlleva un mayor coste energético (i.e. requiere mayor P_{mec}).

Como puede observarse en los datos de Bruderer *et al.* (2010: tablas 1-2), los paseriformes y piciformes que tienen un tipo de vuelo ondulatorio son las aves que presentan una fa más elevada (sin tener en cuenta a los colibríes que están excluidos de los análisis). Esto se debe a que la fase activa de este tipo de vuelo tiene que compensar la altura perdida durante la fase inactiva aumentando su aceleración. Por el contrario, las aves que tienen una elevada S_L que les proporciona una baja WL , muestran las frecuencias de aleteo más bajas, ya que cada batido de ala genera sustentación de forma más eficiente. Este sería el caso de las planeadoras terrestres (v.g. águilas, cigüeñas) y las aleteadoras continuadas de baja WL (v.g. garzas). Del mismo modo, las planeadoras dinámicas (v.g. albatros, gaviotas) también tienen bajas fa porque su elevado AR les permite un aleteo muy eficiente, ya que minimizan la resistencia aerodinámica. Entre un extremo y otro, la frecuencia de aleteo es intermedia para las aves que vuelan alternando fases de aleteo y planeo (v.g. vencejos, golondrinas), y aquellas que son aleteadoras continuadas de moderada WL (v.g. limícolas) y de alta WL (v.g. patos y galliformes).

2. Modelos e interpretaciones en aves basales

El conocimiento de algunas características de vuelo de aves basales puede ser obtenido desde la comparación cualitativa entre la anatomía de los fósiles y la de las neognatas

voladoras modernas. La presencia de estructuras homólogas y semejantes relacionadas con el vuelo permite hacer inferencias funcionales que pueden aclarar algunos aspectos sobre el modo de vuelo en las aves primitivas. Estas interpretaciones pueden observarse en muchos artículos que describen o revisan nuevo material fósil (v.g. Zhang y Zhou 2000, Zhou y Zhang 2002b, Chiappe y Witmer 2002). Cabe destacar, por ejemplo, la descripción de la enantiornita *Eoalulavis hoyasi*, en la que gracias a la conservación del álula en el dedo I de la mano, los autores infirieron una elevada capacidad de maniobra y de control en el vuelo lento, sin precedentes hasta ese momento evolutivo (Sanz *et al.* 1996). También puede mencionarse la primera presencia de proceso extensor completamente desarrollado en el carpometacarpo de *Apsaravis ukhaana*, indicativo de la inserción del ligamento propatagial, que en las aves modernas permite a la mano desplegarse “automáticamente” durante la fase de depresión alar, lo que supone una ventaja mecánica muy importante (Clarke y Norell 2002). Del mismo modo, la disposición y orientación del hombro y de la cavidad glenoidea en *Archaeopteryx* (Jenkins 1993) y *Confuciusornis* (Chiappe *et al.* 1999) les impediría una elevación del húmero por encima del nivel del hombro, lo que ha sido interpretado por algunos autores como incapacitante para llevar a cabo un vuelo aleteado (v.g. Ruben 1991, Senter 2006).

Otros estudios han contribuido a aumentar el conocimiento sobre el vuelo de las aves basales realizando análisis cuantitativos sobre la osteomorfología y las proporciones entre los elementos esqueléticos (v.g. Middleton y Gatesy 2000, Dyke y Nudds 2008, Bell y Chiappe 2011, Wang *et al.* 2011a, 2011b, 2012, Chan *et al.* 2012, Close y Rayfield 2012, Nudds *et al.* 2013, Benson y Choiniere 2013), lo que será tratado y discutido en detalle a lo largo del siguiente capítulo.

Los estudios sobre el vuelo de aves ancestrales a través de modelos que incluyan parámetros aerodinámicos son más escasos. Esto puede deberse a la dificultad para estimar dichos parámetros sobre los fósiles de aves basales, de una manera satisfactoria (en la que además el error que se cometa pueda ser calibrado), tal como se ha visto para el caso de la masa corporal a lo largo del capítulo anterior. Este tipo de estudios obtienen los parámetros básicos (M , B y S_L) combinando reconstrucciones corporales de los fósiles con estimaciones desde regresiones alométricas. En esta línea algunos trabajos han estudiado el vuelo del dromeosaurio de cuatro alas *Microraptor gui* (Chatterjee y Templin 2007, Alexander *et al.* 2010, Koehl *et al.* 2011). Dentro del clado

de las Aves, los estudios aerodinámicos se han centrado abrumadoramente en el vuelo de *Archaeopteryx*. Así, Yalden (1971) reconstruyó el espécimen de Berlín y estimó la velocidad de vuelo que requiere mínima potencia (i.e. V_{mp}) y su WL , proponiendo que *Archaeopteryx* era capaz de un vuelo aleteado. Burgers y Chiappe (1999) estudiaron la velocidad necesaria para el despegue de *Archaeopteryx* ($7,8 \text{ ms}^{-1}$) empleando el modelo de Yalden, y concluyeron que esta ave primitiva era capaz de empezar a volar desde el suelo gracias al impulso generado por sus alas durante la carrera de despegue. En cambio, basándose en la anatomía y en una nueva reconstrucción del *Archaeopteryx* de Berlín (muy similar a la de Yalden, aunque con una S_L ligeramente mayor), Elzanowski (2002) calcula que difícilmente este ave podría despegar a la carrera, y que necesitaría posiciones elevadas para alcanzar su velocidad mínima de vuelo; aunque hay que mencionar que el autor no tuvo en cuenta los cálculos realizados por Burgers y Chiappe (1999). Por su parte, Chatterjee y Templin (2003) describen un modelo de simulación de vuelo que también sugiere que el despegue de *Archaeopteryx* desde una posición elevada es más eficiente energéticamente, y que esta ave se desplazaba entre los árboles mediante vuelos cortos de planeo. Dicha hipótesis también es aerodinámicamente la más probable para Longrich (2006), que calculó la velocidad mínima de vuelo y el radio de giro en un nuevo modelo reconstruido del espécimen de Berlín, incluyendo una superficie de sustentación desde las plumas de las extremidades posteriores. Elzanowski (2002) también indicó que *Archaeopteryx* estaba poco adaptado al vuelo a bajas velocidades y que, por tanto, su capacidad de maniobra, despegue y aterrizaje serían muy limitadas. Sin embargo, el estudio del modelo de ala de *Archaeopteryx* en un túnel aerodinámico mostró que el dedo I, dispuesto en el borde de ataque del ala, retrasaba eficientemente la entrada en pérdida del ave, lo que constituía un dispositivo precursor del álula para un mayor control en el vuelo a baja velocidad (Meseguer *et al.* 2008, 2012). En la misma línea, el estudio en túneles de viento realizado por Evangelista *et al.* (2013) sobre modelos de *Archaeopteryx* y de otros cinco taxones basales (i.e. *Jeholornis*, *Sapeornis*, *Confuciusornis*, *Zhongornis* y *Zhongjianornis*), sugirió que la cola larga de *Archaeopteryx* (y de *Jeholornis*) les permitió un alto control aerodinámico. Además, los autores sugieren que la capacidad de maniobra influyó en las modificaciones sufridas por el aparato volador antes de que el vuelo activo se desarrollara. Esta hipótesis de Evangelista *et al.* (2013) implica, por tanto, que el vuelo de las aves surge desde ancestros planeadores. En cambio, los trabajos de Dial (2003) y

Dial *et al.* (2008) plantean un escenario alternativo en el que los ancestros avianos usaban el aleteo como impulso en su carrera para superar pendientes acusadas, tal como hacen los juveniles de los galliformes actuales. Esta función sería más compatible con la disposición y orientación del hombro de *Archaeopteryx*.

Recientemente, Chiappe *et al.* (2014) describieron un nuevo espécimen de *Hongshanornis longicresta* y estimaron algunos parámetros aerodinámicos para caracterizar su vuelo. Basándose en su masa corporal, en la forma y en el tamaño de sus alas, los autores concluyeron que el vuelo de este pequeño ornituromorfo basal probablemente fuera similar al de passeriformes actuales que se desplazan con un vuelo ondulatorio.

El conocimiento que se tiene sobre las características aerodinámicas de las aves basales a partir de análisis cuantitativos es, como hemos visto, un tema poco explorado (y centrado principalmente en *Archaeopteryx*), lo que contrasta con la elevada cantidad de fósiles que presentan un buen estado de conservación (ver Brockelhurst *et al.* 2012) y que pueden proporcionar información muy valiosa sobre el modo en que volaban las aves representadas por dichos restos fósiles (v.g. Chiappe *et al.* 2014). Así, el objetivo de este capítulo es la obtención de los parámetros aerodinámicos (*Carga alar*, *Alargamiento* y *Frecuencia de aleteo*) a partir de estimaciones adecuadas de *Envergadura* y *Superficie sustentadora* (y a las de *Masa corporal* obtenidas en el capítulo anterior), para caracterizar el vuelo de las aves basales extintas. Esto aportará una importante cantidad de información novedosa sobre las fases tempranas del vuelo y sobre la distribución ecológica (respecto al tipo de vuelo) de la avifauna en el Mesozoico.

Procedimiento y Estimaciones

3. Variables aerodinámicas básicas

Las predicciones de envergadura (B) y de superficie sustentadora (S_L) en aves extintas pueden verse afectadas por las mismas fuentes de error que fueron tratadas para la estimación de la masa corporal (M) en el capítulo 3. Por ello, el procedimiento para obtener los modelos más precisos y generalizables en *stem-groups* fue similar al seguido en dicho capítulo, testando y controlando los sesgos estadísticos, filogenéticos y ecológicos. Ya que los modelos de regresión múltiple (RM) demostraron ser mejores que los de regresión simple (RS), para la predicción de B y S_L solo se emplearon ecuaciones de RM, que fueron derivadas desde las medidas anatómicas. Además, debido a que los modelos RM para estimar la M no se vieron afectados por la representación taxonómica ni por la redundancia entre las variables seleccionadas (i.e. multicolinealidad), se asumió lo mismo para los modelos de estimación de B y S_L . De manera que el proceso para obtener unas funciones RM adecuadas ha seguido el siguiente orden: primero se testó el efecto de la no independencia de los datos debida a las relaciones filogenéticas entre las especies de la muestra; en segundo lugar se seleccionaron las variables que pueden ser empleadas en los para cada grupo basal; y por último se testó el efecto de la adaptación al modo de vuelo en los modelos RM obtenidos.

3.1. Envergadura alar

La medida de la envergadura (B) de un ave abarca la longitud de cada una de sus alas completamente extendidas (L_w) más la de la región corporal que las separa (Cap.2: Fig. 2.3). La L_w va a depender linealmente de la longitud de los elementos anatómicos que la componen (i.e. brazo, antebrazo, mano y pluma primaria más larga), así como de los ángulos que forman el codo y la muñeca (Fig. 4.2). La B , además, depende de la

longitud de la región corporal. Para los fósiles de taxones basales, el desconocimiento de alguno de estos factores aumenta la incertidumbre en la predicción de B .

Los ángulos del codo y de la muñeca con el ala extendida son prácticamente imposibles de obtener en los fósiles, pero es previsible que sus valores estuvieran dentro del rango de variación que muestran las aves modernas, ya que hay desde neognatas cuyos elementos se mantienen formando ángulos bastante cerrados (v.g. vencejos) hasta aquellas que extienden los elementos formando ángulos llanos (v.g. muchos passeriformes; ver Videler 2006). Esta premisa ha sido asumida previamente, a la hora de llevar a cabo reconstrucciones de aves extintas (v.g. Yalden 1971, Elzanowski 2002, Longrich 2006, Wellnhofer 2008, Chiappe *et al.* 2014).

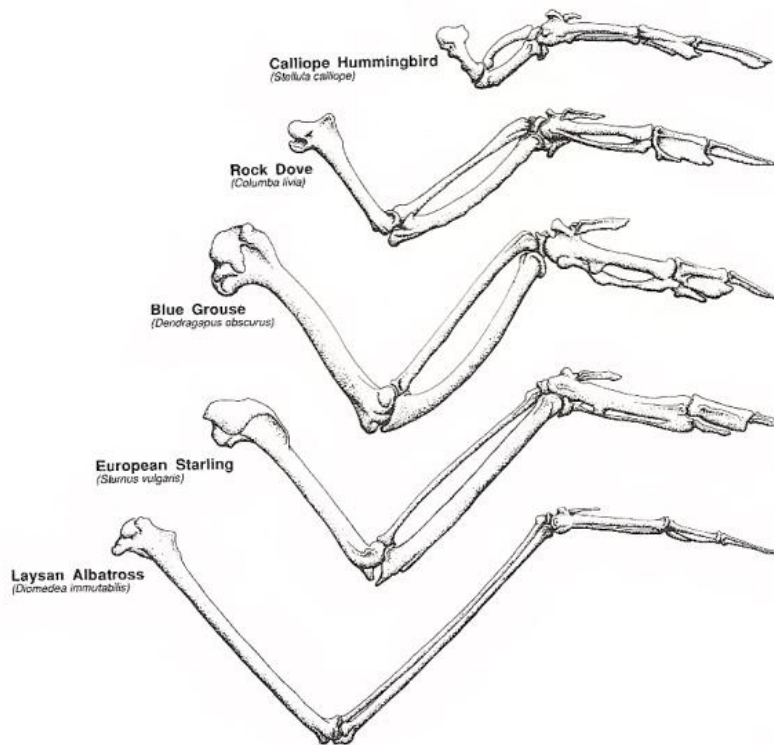


Figura 4.2. Dimensiones relativas del esqueleto apendicular del ala de cinco especies de neognatas. Los huesos de la mano han sido escalados a la misma longitud. Extraído de Videler (2006).

Por otra parte, la longitud de la región corporal incluida en la medida de B tampoco puede obtenerse de manera fiable a través de los fósiles. Entre las neognatas se ha visto que esta medida cambia isométricamente con la envergadura (Nudds y Rayner

2006: tabla 2). Este fenómeno también puede asumirse para las aves basales, ya que la distancia entre las dos ramas furculares (que es un *proxy* de la longitud de la región corporal; ver Nudds y Rayner 2006) varía respecto a la longitud del ala (independiente de los ángulos) dentro del mismo rango que las aves modernas (Fig. 4.3).

La longitud de los elementos esqueléticos del ala (i.e. longitud del húmero - LH -, de la ulna - LU -, del carpometacarpo - $LCMC$ - y del dedo II - $LDII_1+LDII_2$ -) puede usarse para construir los modelos de predicción para B , ya que varios trabajos han mostrado que las proporciones de las aves basales se sitúan dentro de la nube de variación de las neognatas (v.g. Middleton y Gatesy 2000, Dyke y Nudds 2008, Benson y Choiniere 2013). En cambio, el uso de la longitud de la pluma primaria más larga (L_{prim}) podría proporcionar estimaciones inadecuadas sobre los ejemplares fósiles, ya que Wang *et al.* (2011a, Fig. 3) mostraron que L_{prim} en *Archaeopteryx* y en Enantiornithes es significativamente más corta que en las aves modernas. Sin embargo, analizando esta variable en nuestra base de datos, resulta que todos los taxones fósiles, incluidos Archaeopterygidae y Enantiornithes, se sitúan dentro del rango de variación de las neognatas voladoras (Fig. 4.4). La conclusión de Wang *et al.* (2011a) pudo ser precipitada, y consecuencia de una base de datos poco representativa. Por tanto, el uso de la variable L_{prim} para derivar los modelos predictivos RM también está justificado.

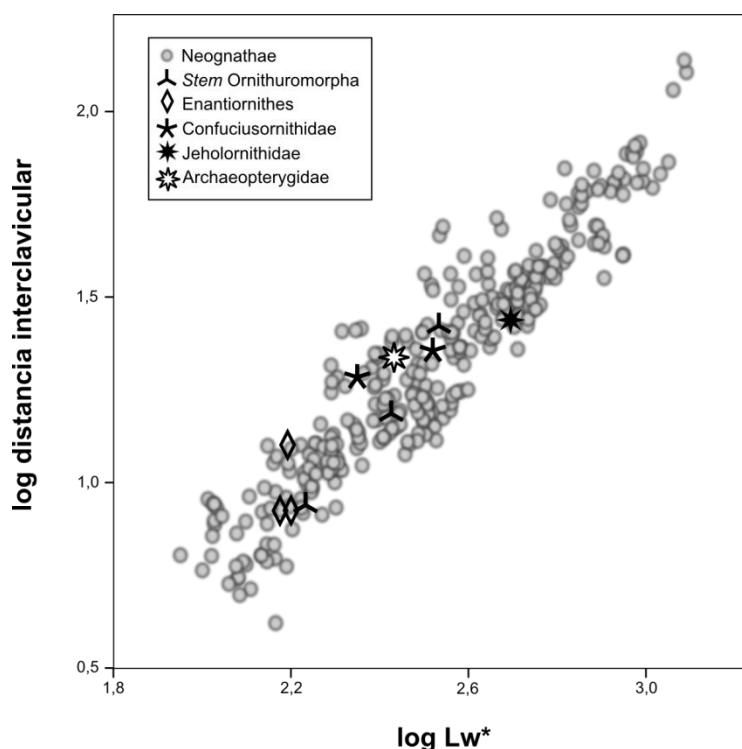


Figura 4.3. Relación entre la longitud del ala L_w^* (tomada como $LH + LU + C_{max}$) y la distancia interclavicular (amplitud de la fúrcula) en aves voladoras modernas y en las aves basales muestreadas que en las que dichas medidas pueden ser comprobadas inequívocamente.

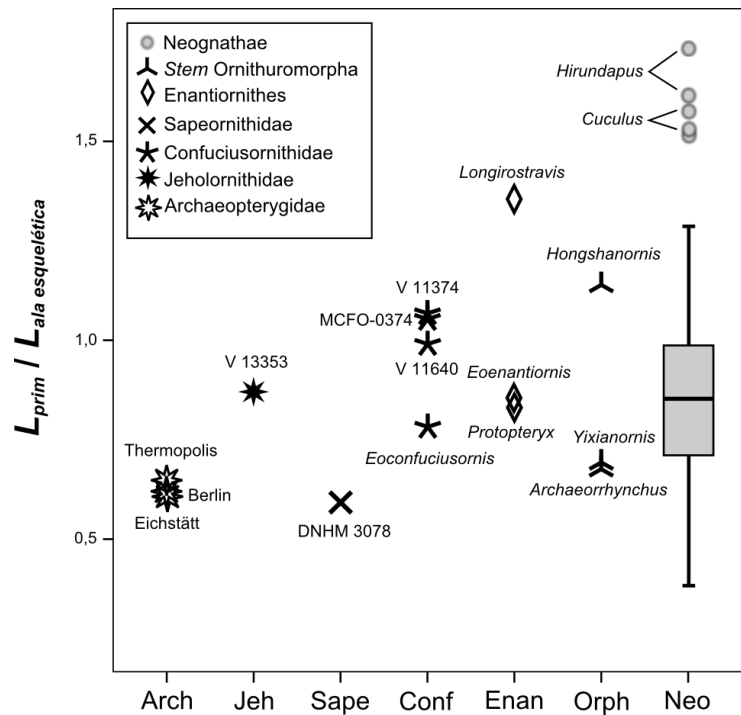


Figura 4.4. Proporción entre la longitud de la primaria más larga (L_{prim}) y la longitud de ala esquelética ($LH + LU + LCMC + LDII$) en neognatas y en taxones basales. La longitud de la caja de Neognathae (Neo) muestra el rango de individuos entre los percentiles del 25 y el 75%. La línea horizontal dentro de la caja indica el valor de la mediana. Las líneas verticales muestran los intervalos de confianza del 95% y los puntos indican valores atípicos que aparecen fuera de esos límites (outliers).

Independencia filogenética

En primer lugar se ha estudiado el impacto del parentesco entre las especies modernas de la muestra sobre la relación entre las variables predictoras y la B . Las variables esqueléticas (i.e. LH , LU y $LCMC$) mostraron en el capítulo anterior una fuerte señal filogenética dentro de las neognatas (ver Cap.3: Tabla 3.5). Los test de permutaciones sobre las variables no analizadas previamente (i.e. B y L_{prim}) también indican una señal muy significativa (Tabla 4.1), lo que sugiere que las especies más emparentadas tienen valores más parecidos de las variables, y por tanto, que la corrección filogenética de los

modelos debe ser tenida en cuenta (Revell 2010). Al analizar los modelos, las RS para estimar la B que fueron corregidas filogenéticamente (mediante contraste independiente) son significativas, al igual que las RS no corregidas, y los intervalos de confianza de las pendientes se solapan en todos los casos (Tabla 4.1).

Variable X	OLS ($\log B = \log a + b \log X$)						PIC ($\log B = b \log X$)				
	$\log a$	b	interv.	conf. b	R^2	p	b	interv.	conf. b	R^2	p
$\log LH$	1,453	0,789	0,737	0,841	0,932	**	0,842	0,799	0,896	0,948	**
$\log LU$	1,332	0,835	0,788	0,897	0,940	**	0,856	0,803	0,918	0,952	**
$\log LCMC$	1,461	0,901	0,863	0,943	0,940	**	0,935	0,875	0,990	0,955	**
$\log L_{prim}$	0,604	1,027	0,934	1,113	0,895	**	1,036	0,975	1,094	0,914	**

Tabla 4.1. Modelos de regresión simple para la envergadura (B) a partir de las variables del ala, con los datos brutos de las medias de las especies (OLS) y con los contrastes independientes (PIC). Test de permutaciones para señal filogenética: B ($p < 0,0001$) y L_{prim} ($p < 0,001$).

Por lo tanto, el patrón morfológico representado por las especies muestreadas respecto a las variables analizadas, no depende de su filogenia y puede ser considerado como estadísticamente independiente (i.e. *taxon-free*). Por ello, al igual que ocurre con la estimación de masas, los modelos no corregidos filogenéticamente son igualmente válidos.

Modelos

Con objeto de predecir la envergadura (B) en todas las aves basales de la muestra, se obtuvieron tres modelos de regresión múltiple desde las variables anatómicas:

$$[\text{RM-B1}] \quad \log B = 0,953 + 0,244 \log LH + 0,082 \log LU + 0,208 \log LCMC + 0,455 \log L_{prim}$$

$$[\text{RM-B2}] \quad \log B = 1,318 - 0,064 \log LH + 0,528 \log LU + 0,443 \log LCMC$$

$$[\text{RM-B3}] \quad \log B = 1,322 - 0,267 \log LH + 0,580 \log LU$$

El tamaño muestral para derivar estas funciones fue desde 141 a 172 individuos, lo que supone una disminución considerable respecto a la muestra empleada para estimar la M .

Sin embargo, los nuevos modelos mantienen el ratio N/p holgadamente por encima de 10, lo que indica un respaldo adecuado para las ecuaciones a partir de la muestra (ver Darlington 1990). En la tabla 4.2 puede observarse que los valores del error de predicción son muy bajos, indicando una elevada potencia predictiva. El primer modelo (RM-B1) es el más completo porque incluye la longitud de todos los elementos que componen el ala (excepto el dedo II). Presenta el $\%MPE$ más bajo (2,6%), y este puede ser atribuido a la incertidumbre provocada por el desconocimiento de los ángulos de las articulaciones y de la longitud de la región corporal. El segundo modelo (RM-B2) se obtuvo para hacer predicciones en aquellos fósiles que no han conservado las plumas del ala, y que por tanto, carecen de la variable L_{prim} . La ausencia de esta variable incrementa la incertidumbre de la estimación y por ello su error de predicción es mayor (5,3%). Por último, el tercer modelo (RM-B3) se obtuvo para estimar las aves representadas por los fósiles más incompletos de la muestra, que también carecen de la medida del carpometacarpo ($LCMC$). El error de predicción para este algoritmo es obviamente el mayor (7,4%).

Modelo	N	R^2_{aj}	%SEE	$ \%MPE _{20\%}$	$ \%MPE $
RM-B1	141	0,995	3,6	2,7	2,6
RM-B2	164	0,977	7,9	4,6	5,3
RM-B3	172	0,96	10,5	5,2	7,4

Tabla 4.2. Modelos para la estimación de la envergadura alar mostrando el tamaño muestral del que fue derivado cada uno (N), el coeficiente de determinación ajustado con el número de variables (R^2_{adj}), el error estándar de la estimación (%SEE), el error medio de predicción para la submuestra de validación ($|\%MPE|_{20\%}$) y el error medio de predicción para toda la muestra ($|\%MPE|$).

La aplicación de cada modelo sobre una submuestra de validación (no incluida en la derivación del algoritmo) proporciona unos valores de $\%PE$ muy similares, indicando la aplicabilidad de los modelos. Por tanto, siguiendo el razonamiento del capítulo anterior, las funciones de RM para estimar B son altamente precisas y generalizables a especímenes de neognatas externas a la muestra. Y ya que los valores de las variables de los fósiles están dentro del rango de las aves modernas (como se ha

explicado más arriba), las RM obtenidas también pueden considerarse adecuadas para la predicción de la envergadura de las aves basales.

Efecto de la adaptación

El análisis de los errores de predicción obtenidos, segregados para los tipos de vuelo descritos en las neognatas (Tabla 4.3), ha revelado que el modelo más completo que incluye L_{prim} (i.e. RM-B1) es el menos afectado por los efectos adaptativos sobre las variables anatómicas. La función RM-B1 proporciona estimaciones que no están afectadas significativamente por el modo de vuelo. El algoritmo RM-B2 tiende a sobrestimar ligeramente a las aves que vuelan mediante aleteo continuo (~2%) y a infraestimar la masa de aquellas aleteadoras-planeadoras (~3%). El modelo RM-B3, por su parte, da unos valores poco significativos en el ANOVA. En definitiva, los valores bajos del error de predicción y de la desviación estándar para cada grupo (Tabla 4.3A), así como los del estadístico F (Tabla 4.3B), indican que las estimaciones de B obtenidas desde los modelos van a estar poco influenciadas por el efecto de la ecología de vuelo sobre las variables predictoras.

A

Modelo	Aleteo continuo			Aleteo-planeo			Aleteo-balístico			Planeo			Total		
	N	%PE	Dv. est.	N	%PE	Dv. est.	N	%PE	Dv. est.	N	%PE	Dv. est.	N	%PE	Dv. est.
RM-B1	58	-0,48	3,63	32	0,88	3,92	26	-0,37	2,99	25	-0,25	3,15	141	-0,11	3,51
RM-B2	63	-2,04	8,01	37	3,11	7,07	34	0,79	6,23	30	0,57	7,36	164	0,18	7,54
RM-B3	67	-1,32	11,76	39	3,7	8,97	36	-1,45	6,24	30	1,26	9,59	172	0,24	9,96

B

Modelo	Lev. Sig.	ANOVA		Welch	
		F	Sig.	F asint	Sig.
RM-B1	ns	1,128	0,34 (ns)	-	-
RM-B2	ns	3,991	0,009 (**)	-	-
RM-B3	*	-	-	3,262	0,025 (*)

Tabla 4.3. Modelos de regresión para estimar la envergadura. **A.** Tamaño muestral (N), error de predicción (%PE) y desviación estándar (Dv. est.) de cada grupo ecológico que representa un tipo de vuelo. **B.** Resultados del test de Levene para la homocedasticidad y de los test de Welch y ANOVA para las diferencias entre los grupos, llevados a cabo sobre los errores de predicción de cada uno.

Envergadura en aves basales

En la tabla 4.4 aparecen las estimaciones obtenidas a partir de las correspondientes RM para cada espécimen fósil estudiado. Dentro de Archaeopterygidae, el espécimen de Solnhofen es el que muestra una mayor *B* estimada (784 mm), tal como se esperaba debido a que es el de mayor tamaño (ver Cap.3: Tabla 3.11). Sin embargo, esa diferencia de tamaño mostrada por la *M* estimada no se refleja en la *B* del espécimen de Londres, que tiene una estimación muy cercana (766 mm). El ejemplar de Eichstätt, también previsiblemente, es el de menor envergadura (400 mm). Por su parte, el *Archaeopteryx* de Berlín tiene una envergadura estimada de 598 mm. Este valor coincide con los obtenidos por Yalden (1971) y Wellnhofer (2008) en sus reconstrucciones (menos de un 3% de diferencia en la estimación), y está cerca de las estimaciones de Elzanowski (2002) y Longrich (2006), con una diferencia en la estimación del 8% y del 12,5% respectivamente (Tabla 4.5). Para Jeholornithidae y Sapeornithidae, los especímenes de menor tamaño, que fueron considerados juveniles (i.e. *J. prima* V13353 y *S. chaoyangensis* DNHM 3078), también muestran una menor envergadura que sus congéneres (Tabla 4.4). El rango de *B* para los *Sapeornis* adultos ha sido estimado en 1123-1331 mm. En Confuciusornithidae, el miembro más pequeño y antiguo *Eoconfuciusornis* mostró la menor envergadura (450 mm), aunque la diferencia con los miembros de *Confuciusornis* (rango *B*: 477-806 mm) es mucho menor que la observada con la masa corporal (Cap.3: Tabla 3.11). Entre las enantiornitas, el ejemplar de *Pengornis* tiene la mayor envergadura (695 mm), seguido de *Longipteryx* (463 mm) y *Otogornis* (432 mm). La enantiornita más primitiva, *Protopteryx*, ofrece una *B* estimada de 316 mm. La enantiornita con menor *B* es *Rapaxavis* (238 mm). Por otra parte, los fósiles del yacimiento de las Hoyas han producido estimaciones de envergadura de 342 mm para *Concornis* y de 262 mm para *Eoalulavis*. Entre los miembros basales del clado Ornithuromorpha, el ejemplar V10996 de *Yanornis* tiene la mayor *B* (820 mm), mientras que la menor ha sido estimada para *Longicrusavis* (299 mm). Finalmente, el fósil de *Archaeorhynchus*, el ornituomorfo más antiguo de la muestra, representa a un ave con una envergadura de 550 mm (Tabla 4.4). Hay que anotar que la estimación sobre el fósil de *Hongshanornis longicresta* (350 mm) es ligeramente mayor que la que obtuvieron Chiappe *et al.* (2014) mediante la reconstrucción de otro espécimen de su misma especie (320 mm).

4. AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO

Taxón	Especie	Especimen	B	Int. Conf. ± [%MPE]		Modelo
Archaeopterygidae	Archaeopteryx lithographica	BMNH 37001-Londres	766	823	709	RM-B3
	A. lithographica	HMN 1880/1881-Berlín	598	614	583	RM-B1
	A. lithographica	JM 2257-Eichstätt	400	410	390	RM-B1
	A. lithographica	BMMS 500-Solnhofen	784	826	743	RM-B2
	A. lithographica	WDC-CSG100-Thermopolis	549	563	535	RM-B1
Jeholornithidae	Jeholornis prima	V 13274	1094	1175	1013	RM-B3
	J. prima	V 13353	1027	1054	1000	RM-B1
Sapeornithidae	Sapeornis chaoyangensis	V 12698	1264	1331	1197	RM-B2
	S. chaoyangensis	V 13275	1186	1248	1123	RM-B2
	S. chaoyangensis	V 13276	1188	1250	1125	RM-B2
	S. chaoyangensis	DNHM 3078	912	935	888	RM-B1
Confuciusornithidae	Eoconfuciusornis zhenghi	V 11977	450	462	438	RM-B1
	Confuciusornis sanctus	V 11374	668	685	651	RM-B1
	C. sanctus	V 11640	786	806	766	RM-B1
	C. sanctus	MCFO-0374	674	692	656	RM-B1
Enantiornithes	Pengornis houi	V 15336	695	731	658	RM-B2
	Cathayornis yandica	V 9169	309	326	293	RM-B2
	Cuspirostrisornis houi	V 10897	330	347	312	RM-B2
	Eocathayornis walkeri	V 10916	286	301	271	RM-B2
	Eoenantiornis buhleri	V 11537	317	325	309	RM-B1
	Longchengornis sanyanensis	V 10530	335	353	318	RM-B2
	Longirostravis hani	V 11309	318	326	310	RM-B1
	Otogornis genghisi	V 9607	432	455	409	RM-B2
	Longipteryx chaoyangensis	V 12325	463	487	438	RM-B2
	Rapaxavis pani	DNHM D2522	238	251	225	RM-B2
	Protopteryx fengningensis	V 11665	316	324	308	RM-B1
	Vescornis hebeiensis	NIGPAS 130722	272	287	258	RM-B2
	Concornis lacustris	LH-2814	342	360	324	RM-B2
	Eoalulavis hoyasi	LH-13500	262	276	248	RM-B2
Ornithuromorpha	Archaeorhynchus spathula	V 14287	550	564	536	RM-B1
	Yixianornis grabaui	V 12631	522	536	509	RM-B1
	Zhongjianornis yangi	V 15900	724	763	686	RM-B2
	Yanornis martini	V 12558	773	814	732	RM-B2
	Y. martini	V 10996	820	863	776	RM-B2
	Jianchangornis microdonta	V 16708	822	844	801	RM-B1
	Hongshanornis longicresta	V 14533	350	359	341	RM-B1
	Longicrusavis houi	PKUP V1069	299	315	283	RM-B2
	Gansus yumenensis	CAGS 04-CM003	537	565	508	RM-B2
	G. yumenensis	CAGS 04-CM004	515	543	488	RM-B2
	Ichthyornis dispar	YPM 1450	682	732	631	RM-B3
	Apsaravis ukhaana	IGM 100/1017	546	586	505	RM-B3

Tabla 4.4. Estimaciones de envergadura (en mm) para todos los especímenes de fósiles avianos estudiados. Los intervalos de confianza (Int. Conf.) se han calculado a partir del error de predicción del modelo RM correspondiente.

Modelo	B (mm)	% variación B
Yalden (1971)	588	1,7
Elzanowski (2002)	550	8,0
Longrich (2006)	523	12,5
Wellnhofer (2008)	580	3,0
RM-B1	598	-

Tabla 4.5. Comparación de la envergadura estimada para el *Archaeopteryx* de Berlín (HMN1880/1881), entre el modelo de regresión múltiple desarrollado y otros trabajos de reconstrucción publicados.

3.2. Superficie sustentadora

La superficie de sustentación de un ave (S_L) comprende la superficie de cada una de sus alas completamente extendidas (S_w) y la superficie de la región corporal que las separa (S_C), como puede verse en la figura 4.2. Como se indicó previamente (Cap.2, ap.2.2), S_w fue medida directamente y S_C fue calculada como el producto de la distancia entre las alas ($B - 2 L_w$) y la cuerda alar (c). De este modo la S_L se relaciona con la envergadura B , pero también lo hace con la masa M , ya que es el área que soporta todo el peso del ave en vuelo (Greenwalt 1975, Viscor y Fuster 1987, Sanz *et al.* 2002, Pennycuik 2008). Consecuentemente los modelos para estimar S_L podrán derivarse a partir de variables osteológicas (las empleadas para M) y desde las medidas de las plumas, que son la longitud de la primaria más larga (L_{prim}) y la cuerda del ala (c).

Independencia filogenética

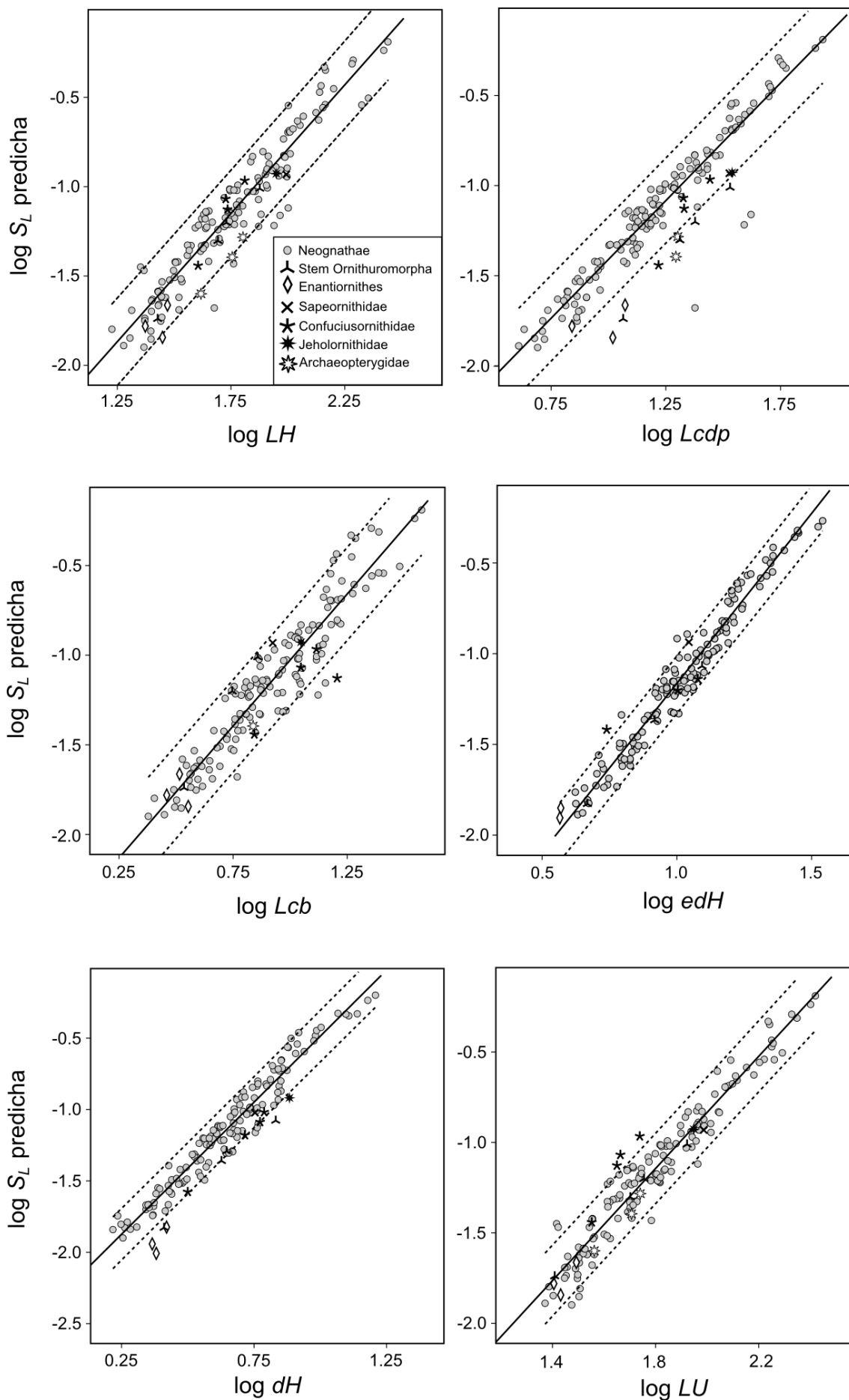
De nuevo, el primer paso fue estudiar cómo afectan las relaciones de parentesco dentro de la muestra a la relación de las variables predictoras con S_L . Los modelos corregidos para la filogenia deben ser tenidos en cuenta, ya que los test de permutaciones muestran una señal filogenética muy significativa para S_L , en las variables esqueléticas y en las de las plumas (Tabla 4.6). Las regresiones simples realizadas sobre los contrastes son significativas para todas las variables predictoras, mostrando además un solapamiento de los intervalos de confianza de sus pendientes con las pendientes de las regresiones OLS sin corregir filogenéticamente (Tabla 4.6). Por tanto, el cambio de S_L respecto al resto de variables analizadas puede ser considerado como estadísticamente independiente, y los modelos OLS no corregidos para su filogenia serán válidos.

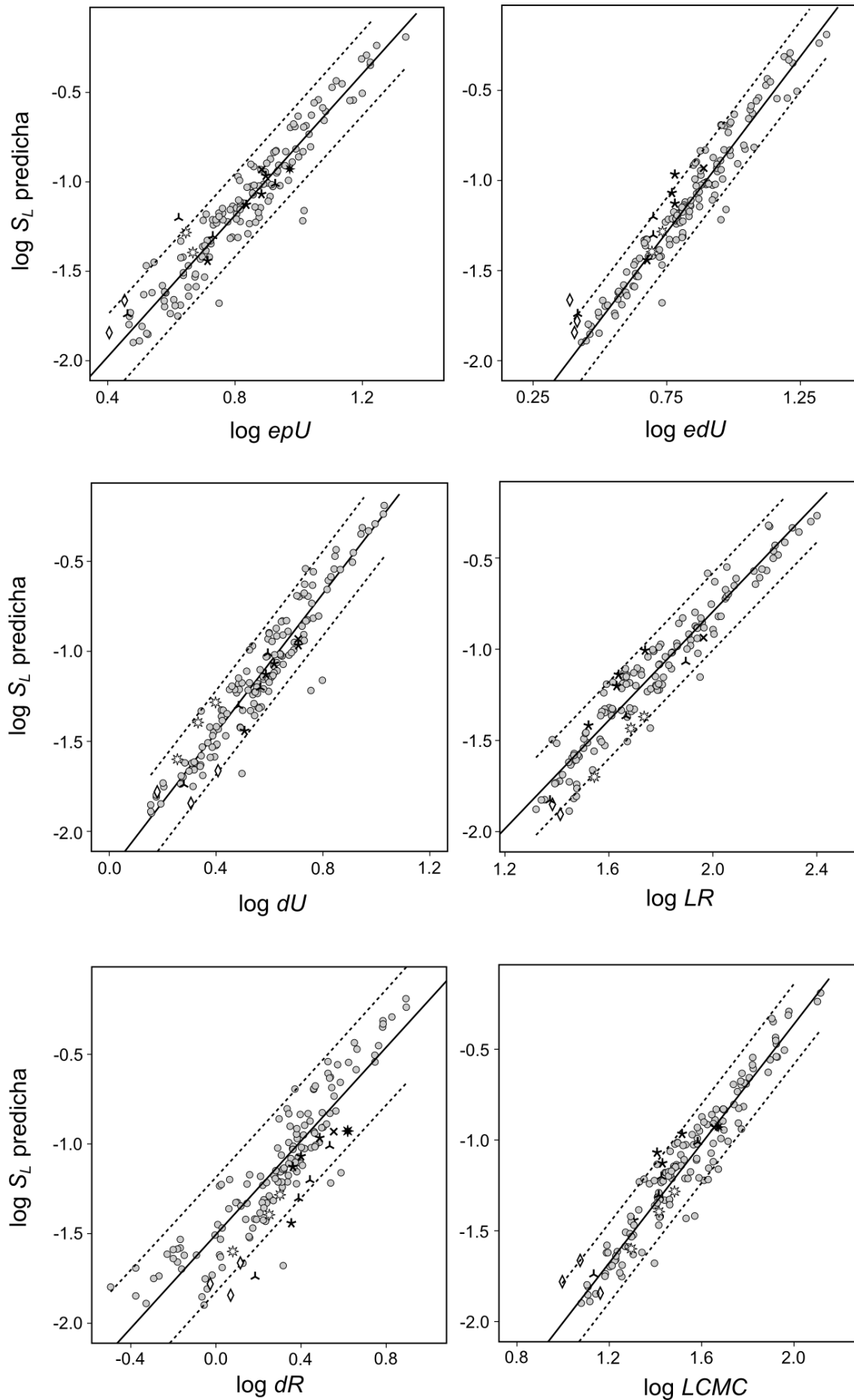
	OLS						PIC				
	log <i>a</i>	<i>b</i>	interv.	conf. <i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>p</i>	<i>b</i>	interv.	conf. <i>B</i>	<i>R</i> ²	<i>p</i>
log <i>LH</i>	0,916	1,407	1,243	1,550	0,867	**	1,591	1,461	1,736	0,909	**
log <i>Lcdp</i>	2,911	1,339	1,271	1,409	0,932	**	1,442	1,361	1,529	0,946	**
log <i>Lcb</i>	3,470	1,469	1,328	1,602	0,870	**	1,570	1,440	1,713	0,894	**
log <i>edH</i>	2,188	1,880	1,802	1,955	0,963	**	1,869	1,783	1,958	0,964	**
log <i>dH</i>	3,844	1,850	1,742	1,942	0,934	**	1,821	1,696	1,921	0,941	**
log <i>LU</i>	0,372	1,501	1,389	1,619	0,893	**	1,633	1,521	1,767	0,922	**
log <i>epU</i>	2,987	1,920	1,758	2,073	0,909	**	1,905	1,789	2,016	0,942	**
log <i>edU</i>	3,002	1,902	1,763	2,041	0,917	**	1,884	1,749	2,019	0,937	**
log <i>dU</i>	4,112	1,936	1,823	2,043	0,926	**	1,914	1,761	2,026	0,931	**
log <i>LR</i>	0,738	1,440	1,310	1,568	0,872	**	1,600	1,461	1,770	0,900	**
log <i>dR</i>	5,669	1,424	1,244	1,574	0,852	**	1,493	1,321	1,614	0,905	**
log <i>LCMC</i>	0,978	1,597	1,476	1,725	0,868	**	1,751	1,622	1,887	0,908	**
log <i>dCMC</i>	4,910	1,895	1,748	2,039	0,863	**	1,838	1,665	1,984	0,890	**
log <i>DCMC</i>	3,018	2,056	1,914	2,196	0,915	**	2,040	1,892	2,187	0,931	**
log <i>Lprim</i>	-2,898	1,895	1,728	2,055	0,885	**	1,958	1,771	2,140	0,887	**
log <i>c</i>	-3,249	2,038	1,932	2,153	0,956	**	2,012	1,921	2,099	0,968	**

Tabla 4.6. Modelos de regresión simple para estimar la superficie de sustentación (S_L) a partir de las variables del ala, con los datos brutos de las medias de las especies (OLS) y con los contrastes independientes (PIC). Test de permutaciones para señal filogenética: S_L ($p < 0,001$) y c ($p < 0,003$). El resto de variables también presenta una señal muy significativa (ver Tabla 3.5, en Cap.3 y Tabla 4.1).

Modelos para estimar S_L

Al igual que en el proceso para estimar la M (ver selección de variables en Cap.3, ap. 3.2), se llevó a cabo una selección para obtener un subconjunto de variables que tuvieran un escalado alométrico en las aves basales similar al de neognatas. De esta manera las variables que están fuera del rango del 95% de las neognatas analizadas fueron descartadas, ya que no serían buenas predictoras. Esto ayudó a evitar el ruido procedente de la adaptación y de la contingencia histórica sobre los huesos a la hora de relacionarse con la S_L . El escalamiento de las medidas de las plumas muestra que los pocos especímenes que tienen medida la cuerda c puntúan dentro del rango de neognatas (Fig. 4.5A), al igual que ocurre con la variable L_{prim} (Fig. 4.5B). En la tabla 4.7 se muestran las RM que se utilizaron para seleccionar o descartar a cada variable, mientras que en la tabla 4.8 aparecen las variables descartadas para cada taxón basal.





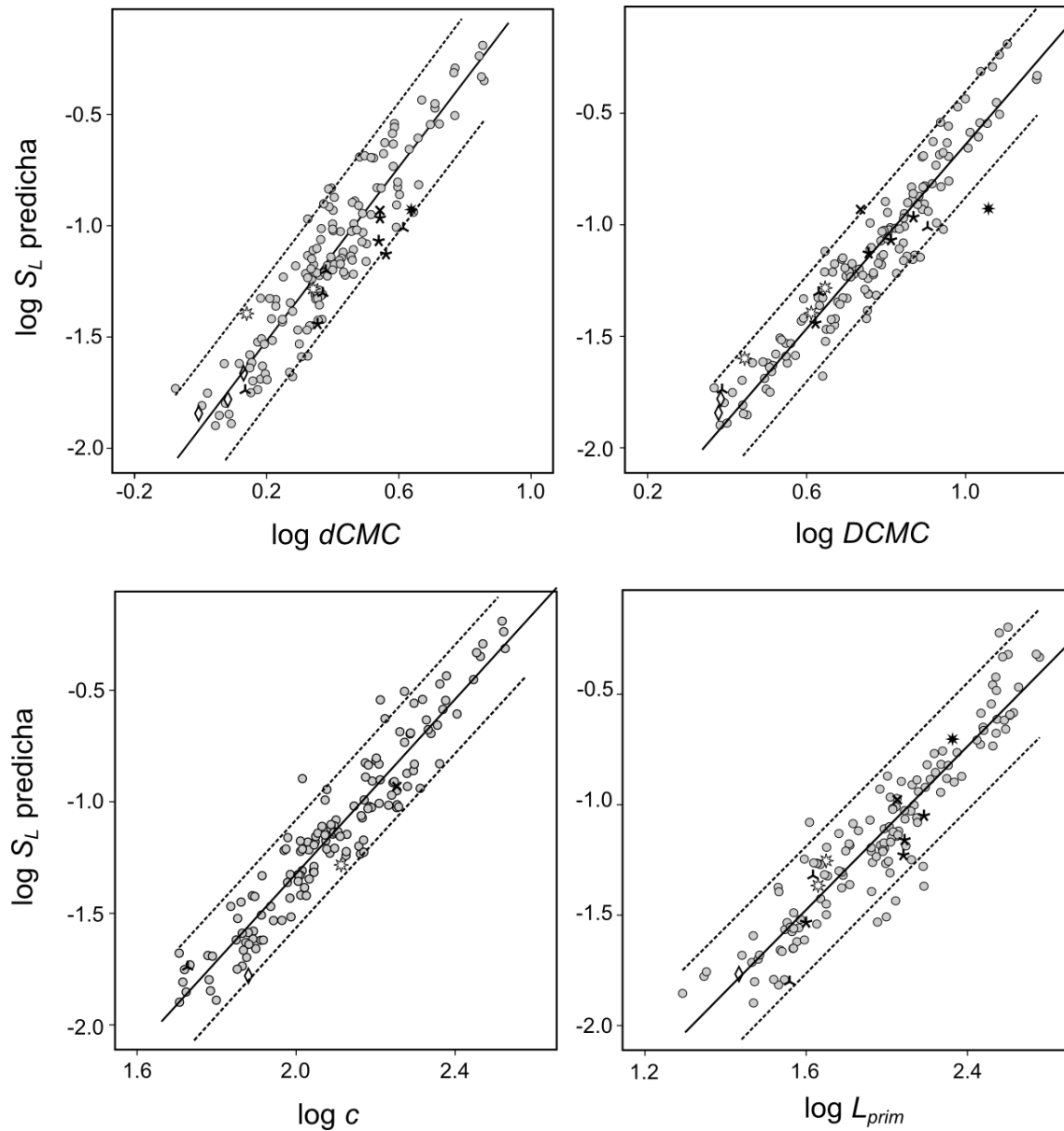


Figura 4.5. Selección de variables (II). **A.** Relación entre la cuerda del ala (c) y la estimada desde el modelo MR-Sel.2 (Tabla 4.7) para aves modernas y basales. **B.** Relación entre la longitud de la punta del ala (L_{prim}) y la S_L estimada a partir del modelo MR-Sel.5 (Tabla 4.7) para aves modernas y basales. Diagramas bivalentes que permiten seleccionar las variables predictoras de S_L más adecuadas para cada taxón de fósiles. Cada variable osteológica se enfrentó a la S_L estimada a partir de una combinación del resto de las variables (Tabla 4.7). Para cada diagrama se ajustó la recta de regresión de las neognatas (círculos grises) y se estableció el intervalo del 95% para sus estimaciones de S_L (líneas discontinuas).

4. AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO

Modelo RM	$\log BM = \log a + b_1 \log X_1 + b_2 \log X_2 \dots + b_p \log X_p$	N	R ²	Variables testadas	Taxones testados
Sel.1	$\log BM = -3,878 + 1,102 \log edH + 0,338 \log LR + 0,467 \log Lprim$	145	0,984	<i>LH, Lcdp, Lcb, dH, LU, epU, edU, dR, LCMC, dCMC, DCMC</i>	Aves, excepto Archaeopterygidae
Sel.2	$\log BM = -3,815 + 0,798 \log dH + 0,5 \log LR + 0,584 \log Lprim$	142	0,975	<i>LH, Lcdp, Lcb, LU, epU, edU, dU, dR, LCMC, dCMC, DCMC, c</i>	Aves
Sel.3	$\log BM = -3,982 + 0,827 \log LU + 0,469 \log dU - 0,277 \log LCMC + 0,355 \log DCMC + 0,570 \log Lprim$	141	0,973	<i>edH, LR, (dH para Archaeopteryx)</i>	Aves
Sel.4	$\log BM = -3,353 + 1,377 \log edH - 0,377 \log epU + 0,496 \log LR + 0,329 \log DCMC$	166	0,978	<i>Lprim</i>	Aves, excepto Archaeopterygidae
Sel.5	$\log BM = -3,517 + 0,637 \log dH + 0,824 \log LU - 0,26 \log dR - 0,330 \log epU + 0,162 \log Lcdp$	159	0,972	<i>Lprim</i>	Aves

Tabla 4.7. Modelos de regresión múltiple (RM) para seleccionar cada una de las variables esqueléticas que tiene un escalamiento similar entre un grupo extinto basal y las aves modernas. Los diagramas de dispersión de cada variable testada frente a su correspondiente modelo MR están representados en la Fig. 4.5.

Taxón	Variables excluidas
Archaeopterygidae	<i>LH, Lcdp, epU, LR</i>
Jeholornithidae	<i>Lcdp, dH, dR, DCMC</i>
Sapeornithidae	<i>Lcdp, dR</i>
Confuciusornithidae	<i>Lcdp, Lcb, dH, dCMC, LU</i>
Enantiornithes	<i>Lcdp, dH, dU, dR</i>
Ornithuromorpha	<i>Lcdp, dH, dU, dR</i>

Tabla 4.8. Variables esqueléticas descartadas para cada taxón aviano basal después de llevar a cabo el procedimiento de selección.

A continuación, mediante el método de inclusión por pasos, se obtuvieron las funciones de RM con las variables que mejor se correlacionaron con la S_L . Para cada grupo basal se obtuvieron tantas RM como fueron necesarias para estimar la S_L de todos los especímenes estudiados, siendo las estimaciones sobre los fósiles más completos las más precisas (Tabla 4.9):

[RM-S _L Arch1]	$\log S_L = -4,879 + 0,335 \log LU + 0,258 \log edU + 0,193 \log LCMC +$ $-0,198 \log dCMC + 0,201 \log DCMC + 0,285 \log L_{prim} + 0,923 \log c$
[RM-S _L Arch2]	$\log S_L = -3,905 + 0,54 \log dH + 0,6 \log LU + 0,251 \log DCMC$ $+ 0,525 \log L_{prim}$
[RM-S _L Arch3]	$\log S_L = -3,2 + 0,968 \log dH + 0,798 \log LU$
[RM-S _L Jeh1]	$\log S_L = -3,883 + 1,096 \log edH + 0,357 \log LR + 0,458 \log L_{prim}$
[RM-S _L Jeh2]	$\log S_L = -3,284 - 0,695 \log LH + 1,545 \log LU + 1,032 \log dU$
[RM-S _L Sap1]	$\log S_L = -4,771 + 0,259 \log LH + 0,342 \log edH - 0,63 \log LU$ $+ 0,709 \log LR + 0,391 \log L_{prim} + 0,888 \log c$
[RM-S _L Sap2]	$\log S_L = -3,436 + 1,275 \log edH + 0,556 \log LU$
[RM-S _L Conf]	= [RM-S _L Jeh1]
[RM-S _L Enan1]	$\log S_L = -4,787 + 0,285 \log edH + 0,271 \log LU + 0,275 \log LCMC$ $+ 0,207 \log DCMC - 0,171 \log dCMC + 0,283 \log L_{prim} + 0,832 \log c$
[RM-S _L Enan2]	$\log S_L = -3,963 + 1,044 \log edH + 0,397 \log LU + 0,48 \log L_{prim}$
[RM-S _L Enan3]	$\log S_L = -3,459 + 1,254 \log edH - 0,382 \log epU + 0,598 \log LU +$ $0,375 \log DCMC$
[RM-S _L Enan4]	$\log S_L = -3,507 + 0,889 \log LU + 1,015 \log DCMC$
[RM-S _L Orph1]	= [RM-S _L Sap1]
[RM-S _L Orph2]	= [RM-S _L Jeh1] y [RM-S _L Conf]
[RM-S _L Orph3]	= [RM-S _L Enan3]
[RM-S _L Orph4]	= [RM-S _L Jeh2]

Al igual que en el caso de la envergadura, el tamaño muestral para derivar las regresiones es notablemente menor que para estimar M , pero también en este caso los modelos RM obtenidos tienen un respaldo muestral adecuado (ratio $N/p > 10$). Como muestra la tabla 4.9, el mayor poder predictivo lo ofrecen aquellas funciones que incluyen una combinación de variables esqueléticas junto con las dos variables que miden las plumas (i.e. RM-S_L Arch1, RM-S_L Sap1, RM-S_L Enan1 y RM-S_L Orph1). Pero la medida de la cuerda alar c solo pudo ser medida en 5 especímenes, así que para cada grupo se derivaron otras funciones sin esta medida (i.e. RM-S_L Arch2, RM-S_L Jeh1, RM-S_L Conf, RM-S_L Enan2 y RM-S_L Orph2), lo que aumenta levemente su error predictivo (Tabla 4.9). Por último, están los modelos para predecir S_L en aquellos ejemplares en los que no se pudo medir ni L_{prim} ni c y que, por tanto, están basados únicamente en medidas esqueléticas (i.e. RM-S_L Arch3, RM-S_L Jeh2, RM-S_L Sap2, RM-S_L Enan3, RM-S_L Enan4, RM-S_L Orph3 y RM-S_L Orph4). Estos son los que tuvieron un menor poder predictivo (Tabla 4.9). La aplicación de cada modelo sobre una submuestra de validación genera unos valores de %PE muy similares (Tabla 4.9), indicando que los modelos de RM para estimar S_L son altamente precisos y generalizables sobre especímenes de neognatas externas a la muestra. Como se indicó previamente, ya que los valores de las variables empleadas para las aves basales están dentro del rango de las aves modernas, las RM obtenidas también pueden considerarse adecuadas para la predicción de la superficie de sustentación de las aves basales.

Modelo	N	R^2_{adj}	%SEE	[%MPE] _{20%}	[%MPE]
RM-S _L Arch1	139	0,993	8,4	6,7	6,1
RM-S _L Arch2	136	0,978	14,9	13,3	11,0
RM-S _L Arch3	173	0,965	19,1	15,9	14,2
RM-S _L Jeho1 = RM-S _L Conf = RM-S _L Ornph2	144	0,985	12,1	9,2	8,8
RM-S _L Jeho2 = RM-S _L Orph4	172	0,963	19,6	15,7	14,1
RM-S _L Sape1 = RM-S _L Ornph1	135	0,994	7,6	5,5	5,8
RM-S _L Sape2	176	0,977	15,1	11,3	11,2
RM-S _L Enan1	141	0,992	8,7	6,2	6,2
RM-S _L Enan2	145	0,985	12,1	9,1	8,8
RM-S _L Enan3 = RM-S _L Ornph3	167	0,98	14,0	9,7	10,5
RM-S _L Enan4	167	0,968	18,1	12,9	13,1

Tabla 4.9. Modelos para estimar la superficie de sustentación mostrando el tamaño muestral del que fue derivado cada uno (N), el coeficiente de determinación ajustado con el número de variables (R^2_{adj}), el error estándar de la estimación (%SEE), el error medio de predicción para la

submuestra de validación ($|\%MPE|_{20\%}$) y el error medio de predicción para toda la muestra ($|\%MPE|$).

Efecto de la adaptación

El análisis de los errores de predicción obtenidos, segregados para los tipos de vuelo descritos en las neognatas (Tabla 4.10), muestra que la estimación de S_L en la mayoría de los modelos no está afectada significativamente por los efectos adaptativos sobre las variables anatómicas (i.e. RM- S_L Arch1, RM- S_L Jeh2, RM- S_L Sap1, RM- S_L Sap2, RM- S_L Enan1, RM- S_L Enan3, RM- S_L Orph1, RM- S_L Orph3 y RM- S_L Orph4) o si lo están, es poco significativo (RM- S_L Arch3, RM- S_L Jeh1, RM- S_L Conf, RM- S_L Enan2 y RM- S_L Orph2). En el caso de las funciones RM- S_L Arch2 y RM- S_L Enan4, si que muestran un efecto significativo del modo de vuelo sobre el error de predicción ($p < 0,01$), tendiendo ambas a sobreestimar moderadamente a las aves aleteadoras-planeadoras (~6%) y a infraestimar a las que tienen vuelo balístico (~11%), por lo que sus estimaciones serán consideradas con mayor cautela.

A

Modelo	Aleteo continuo			Aleteo-planeo			Aleteo-balístico			Planeo			Total		
	N	%PE	Dv.	N	%PE	Dv.	N	%PE	Dv.	N	%PE	Dv.	N	%PE	Dv.
RM- S_L Arch1	56	0,95	7,60	30	-0,44	7,72	27	1,02	7,96	26	-0,81	8,08	139	0,33	7,74
RM- S_L Arch2	56	1,95	14,55	29	-5,80	9,68	25	10,70	12,27	26	-3,12	12,97	136	0,94	13,95
RM- S_L Arch3	65	-0,23	21,36	41	-1,39	11,46	37	8,73	16,25	30	-0,16	17,18	173	1,42	17,89
RM- S_L Jeho1 = RM- S_L Conf = RM- S_L Ornph2	55	0,31	7,77	30	1,19	7,18	24	0,57	5,72	26	-1,25	6,91	135	0,25	7,12
RM- S_L Jeho2 = RM- S_L Orph4	65	1,38	17,38	42	0,82	12,08	40	0,47	10,43	29	0,27	13,76	176	0,86	14,12
RM- S_L Sape1 = RM- S_L Ornph1	58	3,36	13,48	32	-2,71	9,09	29	2,39	7,71	25	-2,72	10,95	144	0,76	11,41
RM- S_L Sape2	56	1,91	7,99	30	-0,69	7,98	28	0,36	8,46	27	-1,85	7,80	141	0,33	8,09
RM- S_L Enan1	57	3,68	13,46	33	-3,03	9,06	29	2,09	7,70	26	-3,00	11,32	145	0,64	11,49
RM- S_L Enan2	64	0,46	15,09	36	-2,41	10,60	38	4,51	10,80	29	1,51	13,24	167	0,94	13,08
RM- S_L Enan3 = RM- S_L Ornph3	64	-0,16	16,37	36	-5,92	9,49	38	11,63	17,57	29	1,32	16,91	167	1,54	16,56
RM- S_L Enan4	66	3,59	22,14	41	-1,41	13,52	36	4,21	15,97	29	-2,00	17,12	172	1,59	18,35

B

Modelo	Levene	ANOVA		Welch	
	Sig.	F	Sig.	F asintótica	Sig.
RM-SL Arch1	ns	0,470	0,704 (ns)	-	-
RM-SL Arch2	ns	8,344	< 0,001 (**)	-	-
RM-SL Arch3	**	-	-	3,447	0,020 (*)
RM-SL Jeho1 = RM-SL Conf = RM-SL Ornph2	ns	0,571	0,635 (ns)	-	-
RM-SL Jeho2 = RM-SL Orph4	*	-	-	,049	0,985 (ns)
RM-SL Sape1 = RM-SL Ornph1	*	-	-	3,434	0,022 (*)
RM-SL Sape2	ns	1,542	0,206 (ns)	-	-
RM-SL Enan1	*	-	-	3,863	0,013 (*)
RM-SL Enan2	ns	1,802	0,149 (ns)	-	-
RM-SL Enan3 = RM-SL Ornph3	**	-	-	9,851	< 0,001 (**)
RM-SL Enan4	*	-	-	1,495	0,222 (ns)

Tabla 4.10. Modelos de regresión para estimar la superficie sustentadora. **A.** Tamaño muestral (N), error de predicción (%PE) y desviación estándar (Dv.) de cada grupo ecológico que representa un tipo de vuelo. **B.** Resultados del test de Levene para la homocedasticidad y de los test de Welch y ANOVA para las diferencias entre los grupos, llevados a cabo sobre los errores de predicción de cada uno.

Superficie sustentadora en aves basales

La tabla 4.11 muestra las estimaciones obtenidas para cada espécimen fósil estudiado, a partir de los modelos de regresión derivados. Dentro de Archaeopterygidae, el mayor tamaño del ejemplar de Solnhofen es el que ha resultado en la mayor S_L estimada (1.238 cm²), mientras que el pequeño espécimen de Eichstätt muestra la menor superficie de ala (232 cm²). Los especímenes de Londres y de Thermopolis tienen unas estimaciones de S_L de 740 y 401 cm² respectivamente. Por su parte, el *Archaeopteryx* de Berlín tiene una superficie sustentadora estimada de 601 cm². Este valor es muy similar al obtenido por Wellnhofer (2008) en su reconstrucción corporal (i.e. 611 cm²), y difiere en menos de un 10% respecto a la S_L obtenida por Longrich (2006). En cambio, las predicciones se alejan un poco más de los valores dados por Yalden (1984) y Elzanowski (2002), con una diferencia en la estimación del 20,3% y del 16,8% respectivamente (Tabla 4.12). Dentro de Jeholornithidae, el espécimen más pequeño, considerado un juvenil, tiene una S_L de 1.641 cm², mientras que el ejemplar adulto mostró una superficie de 2172 cm² (Tabla 4.11). Igualmente, en Sapeornithidae el ejemplar juvenil (i.e. DNHM 3078) muestra una S_L de 1.305 cm² que es menor que las estimaciones para los individuos

adultos con valores desde 1.491 hasta 2.041 cm². Dentro del taxón Confuciusornithidae, nuevamente el más pequeño y antiguo *Eoconfuciusornis* es el que presenta la menor estimación (244 cm²), mientras que los ejemplares *Confuciusornis* alcanzan unos valores entre 669 y 938 cm² (Tabla 4.11). Entre las enantiornitas, el ejemplar de *Pengornis* es con diferencia el que presenta una mayor S_L (1.008 cm²), seguido de *Longipteryx* (373 cm²) y *Otogornis* (291 cm²). El fósil de *Protopteryx*, la enantiornita más primitiva de la muestra, tiene la menor S_L estimada (119 cm²) de todas las enantiornitas. Por su parte las aves del yacimiento de Las Hoyas han sido estimadas con una superficie sustentadora de 202 cm² para *Concornis* y de 160 cm² para *Eoalulavis*. Entre los miembros basales de Ornithuromorpha, *Yanornis martin* tiene la mayor S_L (1.154-989 cm²), mientras que *Archaeorhynchus*, el ornithuromorfo más antiguo de la muestra, presenta un área de sustentación de 479 cm² (Tabla 4.11). La menor superficie de sustentación ha sido estimada en *Hongshanornis* (163 cm²), que coincide con el valor que obtuvieron Chiappe *et al.* (2014) para otro espécimen de su misma especie (160 cm²).

La coincidencia en las estimaciones de B y S_L con la reconstrucción más completa y más reciente del *Archaeopteryx* de Berlín (i.e. Wellnhofer 2008), además de la cercanía con los valores obtenidos en otros tres trabajos que propusieron una reconstrucción de sus alas (Tabla 4.12), da muestra de la validez del método de regresión múltiple para estimar la superficie sustentadora. Este resultado se ve reforzado también con la congruencia en las predicciones del espécimen V14533 de *H. longicresta* respecto a las obtenidas por Chiappe *et al.* 2014 en otro ejemplar (DNHM D2945), dado que ambos se encuentran en el mismo estado ontogenético (i.e. son adultos).

Tabla 4.11 (página siguiente). Estimaciones de superficie sustentadora (en cm²) para todas las aves representadas en los fósiles estudiados. Los intervalos de confianza (Int. Conf.) se han calculado a partir del error de predicción del modelo RM correspondiente (ver Tabla 4.9).

4. AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO

Taxón	Especie	Espécimen	S_L	Int. Conf. \pm %MPE		Modelo
Archaeopterygidae	<i>Archaeopteryx lithographica</i>	BMNH 37001-Londres	740	845	635	RM-SL Arch3
	<i>A. lithographica</i>	HMN 1880/1881-Berlín	601	637	564	RM-SL Arch1
	<i>A. lithographica</i>	JM 2257-Eichstätt	232	257	206	RM-SL Arch2
	<i>A. lithographica</i>	BMMS 500-Solnhofen	1238	1414	1063	RM-SL Arch3
	<i>A. lithographica</i>	WDC-CSG100-Thermopolis	401	446	357	RM-SL Arch2
Jeholornithidae	<i>Jeholornis prima</i>	V 13274	2172	2477	1866	RM-SL Jeh2
	<i>J. prima</i> *	V 13353	1641	1784	1497	RM-SL Jeh1
Sapeornithidae	<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 12698	2041	2269	1813	RM-SL Sap2
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13275	1893	2104	1682	RM-SL Sap2
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13276	1979	2200	1758	RM-SL Sap2
	<i>S. chaoyangensis</i> *	DNHM 3078	1305	1381	1229	RM-SL Sap1
Confuciusornithidae	<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i>	V 11977	244	265	222	RM-SL Conf
	<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11374	818	890	746	RM-SL Conf
	<i>C. sanctus</i>	V 11640	938	1020	856	RM-SL Conf
	<i>C. sanctus</i>	MCFO-0374	669	727	610	RM-SL Conf
Enantiornithes	<i>Pengornis houi</i>	V 15336	1008	1114	902	RM-SL Enan3
	<i>Cathayornis yandica</i>	V 9169	199	220	178	RM-SL Enan3
	<i>Cuspirostrisornis houi</i>	V 10897	169	187	151	RM-SL Enan3
	<i>Eocathayornis walkeri</i>	V 10916	193	213	173	RM-SL Enan3
	<i>Eoenantiornis buhleri</i>	V 11537	148	161	135	RM-SL Enan2
	<i>Longchengornis sanyanensis</i>	V 10530	167	185	150	RM-SL Enan3
	<i>Longirostravis hani</i>	V 11309	164	174	154	RM-SL Enan1
	<i>Otogornis genghisi</i>	V 9607	291	322	261	RM-SL Enan3
	<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12325	373	412	334	RM-SL Enan3
	<i>Rapaxavis pani</i>	DNHM D2522	141	156	126	RM-SL Enan3
	<i>Protopteryx fengningensis</i>	V 11665	119	130	109	RM-SL Enan2
	<i>Vescornis hebeiensis</i>	NIGPAS 130722	126	140	113	RM-SL Enan3
	<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	202	228	176	RM-SL Enan4
	<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	160	177	143	RM-SL Enan3
Ornithuromorpha	<i>Archaeorhynchus spathula</i>	V 14287	479	521	437	RM-SL Orph2
	<i>Yixianornis grabaui</i>	V 12631	440	479	402	RM-SL Orph2
	<i>Zhongjianornis yangi</i>	V 15900	825	912	738	RM-SL Orph3
	<i>Yanornis martini</i>	V 12558	1079	1192	966	RM-SL Orph3
	<i>Y. martini</i>	V 10996	1154	1276	1033	RM-SL Orph3
	<i>Jianchangornis microdonta</i>	V 16708	980	1083	877	RM-SL Orph3
	<i>Hongshanornis longicresta</i>	V 14533	163	173	154	RM-SL Orph1
	<i>Longicrusavis houi</i>	PKUP V1069	176	195	158	RM-SL Orph3
	<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM003	392	433	351	RM-SL Orph3
	<i>G. yumenensis</i>	CAGS 04-CM004	322	355	288	RM-SL Orph3
	<i>Ichthyornis dispar</i>	YPM 1450	587	669	587	RM-SL Orph4
	<i>Apsaravis ukhaana</i>	IGM 100/1017	298	339	298	RM-SL Orph4

Modelo	S_L (cm ²)	% variación S_L
Yalden (1971)	479	20,2
Elzanowski (2002)	500	16,7
Longrich (2006)	546	9,1
Wellnhofer (2008)	611	-1,7
RM-SL1	600,6	-

Tabla 4.12. Comparación de la superficie sustentadora estimada para el *Archaeopteryx* de Berlín (HMN1880/1881), entre el modelo de regresión múltiple desarrollado (RM-SL Arch1) y otros trabajos de reconstrucción publicados.

4. Parámetros derivados

Una vez obtenidas las variables básicas para modelizar aerodinámicamente a las aves basales, es posible calcular sus parámetros de carga alar, alargamiento y frecuencia de aleteo, con objeto de llevar a cabo una comparación con las aves voladoras modernas. Para tener una mayor representatividad del espectro de estos parámetros aerodinámicos en las neognatas, se incluyó la muestra de 156 especies publicada por Bruderer *et al.* (2010: Tabla S2), en la que fue medida empíricamente la frecuencia de aleteo, recopilándose las medidas básicas (i.e. M , B y S_L) desde diferentes fuentes. Además, se incluyeron 26 especies de dos subtipos de vuelo poco representados (i.e. aleteadoras adaptadas al buceo y planeadoras oceánicas) a partir del el trabajo de Viscor y Fuster (1987: Tabla 1). Sumados a nuestra base de datos, finalmente el estudio se pudo llevar a cabo sobre un total de 371 individuos y 233 especies de aves actuales (Anexo 4).

4.1. Carga alar

Este parámetro indica la cantidad de peso corporal (o masa) que es soportada por unidad de superficie sustentadora ($WL = M/S_L$). Por tanto, para calcular el valor de WL en un ave extinta se requiere conocer sus valores de M y de S_L . Ya que ambos valores se han obtenido mediante unos modelos RM que tienen un error en la predicción, el cálculo de WL a partir de ellos conllevará una acumulación del error que se comete con esta nueva

variable. Por ello, para cada combinación de RM estimadora de la M y estimadora de la S_L se calibró el error en la predicción de WL , en la muestra de aves modernas (Tabla 4.13). Los valores de $\%PE$ se mantuvieron entre un 15,2% para la mejor predicción de WL sobre los sapeornítidos y un 23,1% para la peor estimación en ornituromorfos basales. Los valores calculados de WL para las aves extintas, así como los intervalos de confianza, pueden comprobarse en la tabla 4.14.

Entre las aves modernas, las que vuelan mediante aleteo continuo abarcan el espectro de variación de la WL de todas las demás aves (Fig. 4.6). Dentro de ese grupo, las que se han adaptado al buceo (v.g. alcas, colimbos, patos buceadores, zampullines) presentan, en general, valores de WL más elevados que el resto de voladoras de su mismo peso. Las aleteadoras que habitan en ambientes más o menos arbolados (v.g. loros, arrendajos, podargos) muestran en cambio una WL baja, por debajo de $0,5 \text{ g/cm}^2$. Las de ambientes abiertos por su parte, muestran un rango más amplio (entre $0,2$ y $1,5 \text{ g/cm}^2$), siguiendo la tendencia general de mayor carga cuanto mayor tamaño. Las planeadoras, especialmente las de corrientes ascendentes (v.g. rapaces diurnas y pelícanos), muestran una carga relativamente baja (manteniéndose por debajo de 1 g/cm^2). Por otra parte, las aves que alternan fases de planeo y aleteo, y las que tienen un vuelo ondulatorio, también tienen cargas relativamente bajas, por debajo de $0,75 \text{ g/cm}^2$ las primeras, y por debajo de $0,4 \text{ g/cm}^2$ las últimas.

Para las aves basales, puede observarse que la carga alar de todos los ejemplares estudiados se mantiene por debajo de 1 g/cm^2 , coincidiendo con el rango de la mayoría de miembros del *crown-group* (Fig. 4.6). Dentro de Archaeopterygidae los valores obtenidos de WL oscilan entre $0,57$ y $0,88 \text{ g/cm}^2$, siendo los ejemplares de Solnhofen y Eichstätt (el más pesado y el más ligero respectivamente) los que tuvieron la mayor carga (Tabla 4.14). El espécimen de Berlín fue el menos cargado ($0,57 \text{ g/cm}^2$), y ya que su S_L fue estimada con mayor precisión (porque conserva las variables L_{prim} y c), no hay que descartar que la WL de los otros especímenes esté ligeramente sobrestimada. Esta WL del ejemplar de Berlín fue ligeramente mayor que la calculada desde los valores de los modelos publicados (Tabla 4.15), debido fundamentalmente a la diferencia en el valor empleado para la masa corporal (esta diferencia es discutida en el Cap.3, ap.4.2). Comparado con las aves modernas, los miembros de *Archaeopteryx* tienen unos valores de WL que solapan con todos los grupos de vuelo, excepto con las aves de vuelo balístico y con las aleteadoras de ambientes arbolados (Fig. 4.6).

Masa (M)		Superficie sustentadora (S_L)		N	Carga alar (WL)
Modelo	[%MPE]	Modelo	[%MPE]		[%MPE]
RM-Arch	18,8	RM- S_L Arch1	6,1	122	17,3
		RM- S_L Arch2	11,0	122	19,1
		RM- S_L Arch3	14,2	152	21,3
RM-Jeh	17,3	RM- S_L Jeh1	8,8	127	19,2
		RM- S_L Jeh2	14,1	147	20,0
RM-Sap	16,5	RM- S_L Sap1	5,8	118	15,2
		RM- S_L Sap2	11,2	142	18,5
RM-Conf	16,9	RM- S_L Conf1	8,8	123	19,4
RM-Enan	19,4	RM- S_L Enan1	6,2	128	18,5
		RM- S_L Enan2	8,8	132	19,3
		RM- S_L Enan3	10,5	151	20,7
		RM- S_L Enan4	13,1	151	21,5
RM-Orph	19,4	RM- S_L Orph1	5,8	129	18,0
		RM- S_L Orph2	8,8	153	21,2
		RM- S_L Orph3	10,5	155	21,0
		RM- S_L Orph4	14,1	165	23,1
RM-Ornt.ala	20,2	RM- S_L Enan3-Orph3	10,5	159	20,2
		RM- S_L Orph4	14,1	159	22,5

Tabla 4.13. Calibración del error de predicción acumulado en el cálculo de la carga alar (WL) a partir de los valores estimados desde cada modelo de regresión, para la masa corporal y la superficie de sustentación.

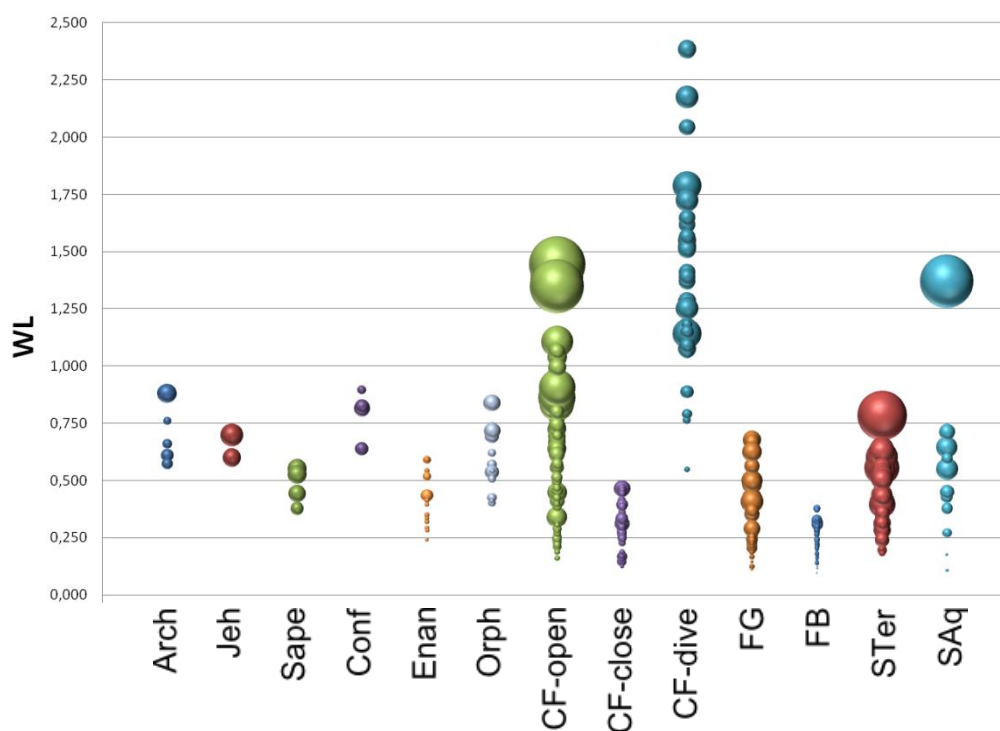


Figura 4.6. Valores de carga alar (g/cm^2) observados en las neognatas voladoras modernas (segregados por tipos y algunos subtipos de vuelo) y en los taxones basales extintos. El tamaño de las burbujas es proporcional a la masa corporal del individuo. Arch - Archaeopterygidae; Jeh - Jeholornithidae; Sape - Sapeornithidae; Conf - Confuciusornithidae; Enan - Enantiornithes; Orph - stem Ornithuromorpha; CF-open - Aleteadoras continuadas de hábitat abierto; CF-close - Aleteadoras continuadas de hábitat arbolado; CF-dive - Aleteadoras continuadas adaptadas al buceo; FG - Aleteadoras-planeadoras; FB - Aleteadoras con vuelo balístico; STer - Planeadoras terrestres; SAq - Planeadoras oceánicas.

Por su parte los dos ejemplares de *Jeholornis* muestran entre ellos un valor similar de WL , de $0,7 \text{ g/cm}^2$ en el espécimen adulto y $0,6 \text{ g/cm}^2$ en el juvenil. Sus valores solapan, al igual que en el caso anterior, con aleteadores de ambientes abiertos, con planeadores y con aleteadores-planeadores (Fig. 4.6).

Los valores de WL de Confuciusornithidae, al igual que los dos taxones anteriores, solapan con las neognatas aleteadores de ambientes abiertos y con planeadores (Fig. 4.6). *Eoconfuciusornis* tiene la mayor WL estimada ($0,89 \text{ g/cm}^2$) de todas las aves mesozoicas estudiadas. El resto de confuciusornítidos (género *Confuciusornis*) presentan los siguientes valores de WL : $0,82$, $0,81$ y $0,64 \text{ g/cm}^2$. El individuo de *C. sanctus* con este último valor también solapó con las neognatas aleteadoras-planeadoras.

Sapeornithidae presenta un rango de valores de WL ligeramente más bajos que los taxones basales anteriores, y solapa con todos los tipos de vuelo actuales, excepto con el ondulatorio (Fig. 4.6). El espécimen juvenil tiene una WL estimada de $0,38 \text{ g/cm}^2$ y los adultos alcanzan un rango entre $0,44$ y $0,55 \text{ g/cm}^2$.

Las enantiornitas muestran un rango de valores de carga alar entre $0,24$ y $0,59 \text{ g/cm}^2$. A diferencia del resto de grupos basales, gran parte de sus ejemplares (*Cathayornis*, *Eocathayornis*, *Longirostravis*, *Rapaxavis*, *Concornis* y *Eoalulavis*) tienen una WL estimada que solapa con las neognatas de vuelo balístico (además de con el resto de tipos de vuelo) (Fig. 4.6). Los especímenes de *Pengornis*, *Cuspirostrisornis* y *Vescornis* tienen una carga ligeramente mayor, que las separa de las voladoras ondulatorias, pero siguen solapando con las aleteadoras de ambientes cerrados. Por último, las enantiornitas con mayor carga alar (por encima de $0,5 \text{ g/cm}^2$) son, por este orden, *Longipteryx*, *Longchengornis*, *Eoenantiornis*, *Otogornis* y *Protopteryx*, que también se separan de las aleteadoras actuales de ambientes cerrados.

Taxón	Especie	Espécimen	WL	Int. Conf. \pm %MPE	
Archaeopterygidae	<i>Archaeopteryx lithographica</i>	BMNH 37001-Londres	0,609	0,738	0,479
	<i>A. lithographica</i>	HMN 1880/1881-Berlín	0,572	0,671	0,473
	<i>A. lithographica</i>	JM 2257-Eichstätt	0,759	0,903	0,614
	<i>A. lithographica</i>	BMMS 500-Solnhofen	0,879	1,066	0,692
	<i>A. lithographica</i>	WDC-CSG100-Thermopolis	0,657	0,782	0,532
Jeholornithidae	<i>Jeholornis prima</i>	V 13274	0,698	0,838	0,559
	<i>J. prima</i> *	V 13353	0,599	0,714	0,484
Sapeornithidae	<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 12698	0,441	0,523	0,359
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13275	0,550	0,652	0,448
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13276	0,524	0,621	0,427
	<i>S. chaoyangensis</i> *	DNHM 3078	0,376	0,434	0,319
Confuciusornithidae	<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i>	V 11977	0,893	1,065	0,720
	<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11374	0,636	0,759	0,513
	<i>C. sanctus</i>	V 11640	0,813	0,970	0,656
	<i>C. sanctus</i>	MCFO-0374	0,823	0,982	0,664
Enantiornithes	<i>Pengornis houi</i>	V 15336	0,433	0,523	0,343
	<i>Cathayornis yandica</i>	V 9169	0,318	0,384	0,252
	<i>Cuspirostrisornis houi</i>	V 10897	0,412	0,497	0,326
	<i>Eocathayornis walkeri</i>	V 10916	0,290	0,349	0,231
	<i>Eoenantiornis buhleri</i>	V 11537	0,541	0,645	0,437
	<i>Longchengornis sanyanensis</i>	V 10530	0,518	0,625	0,410
	<i>Longirostravis hani</i>	V 11309	0,240	0,284	0,195
	<i>Otogornis genghisi</i>	V 9607	0,588	0,707	0,469
	<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12325	0,517	0,624	0,410
	<i>Rapaxavis pani</i>	DNHM D2522	0,334	0,403	0,265
	<i>Protopteryx fengningensis</i>	V 11665	0,589	0,702	0,475
	<i>Vescornis hebeiensis</i>	NIGPAS 130722	0,394	0,475	0,312
	<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	0,347	0,421	0,272
	<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	0,279	0,336	0,223
Ornithuromorpha	<i>Archaeorhynchus spathula</i>	V 14287	0,568	0,689	0,448
	<i>Yixianornis grabaui</i>	V 12631	0,729	0,884	0,575
	<i>Zhongjianornis yangi</i>	V 15900	0,691	0,835	0,546
	<i>Yanornis martini</i>	V 12558	0,715	0,865	0,565
	<i>Y. martini</i>	V 10996	0,535	0,648	0,423
	<i>Jianchangornis microdonta</i>	V 16708	0,837	1,013	0,661
	<i>Hongshanornis longicresta</i>	V 14533	0,540	0,637	0,443
	<i>Longicrusavis houi</i>	PKUP V1069	0,504	0,611	0,397
	<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM003	0,399	0,482	0,315
	<i>G. yumenensis</i>	CAGS 04-CM004	0,505	0,607	0,403
	<i>Ichthyornis dispar</i>	YPM 1450	0,423	0,520	0,325
	<i>Apsaravis ukhaana</i>	IGM 100/1017	0,618	0,758	0,479

Tabla 4.14. Valores de carga alar (g/cm^2) calculados para los especímenes de aves basales a partir de las estimaciones de M (Cap.3: Tabla 3.11) y de S_L (Tabla 4.11). Los intervalos de confianza (Int. Conf.) se han calculado a partir del error de predicción del modelo RM correspondiente.

Los miembros basales de Ornituromorpha tienen una WL entre 0,4 y 0,84 g/cm², abarcando el rango de carga de todas las aves basales, excepto el de las enantiornitas más pequeñas (Fig. 4.6). La carga alar estimada para el ejemplar de *Hongshanornis longicresta* de la muestra estudiada (0,54 g/cm²) es ligeramente mayor que la obtenida por Chiappe *et al.* (2014) para el espécimen DNHM D2945. Este resultado puede ser debido a la diferencia en la estimación de la masa corporal. Tanto los dos especímenes de *Hongshanornis*, como el resto de ornituromorfos, presentaron unos valores de carga que se solapan con planeadores, aleteadores-planeadores y aleteadores de ambientes abiertos. Sólo uno de los especímenes de *Gansus* y el de *Ichthyornis* solapan también con los aleteadores de ambientes arbolados con mayor WL .

Modelo	M (g)	S_L (cm ²)	WL (g/cm ²)	% variación WL
Yalden (1971)	271	479	0,566	1,0
Elzanowski (2002)	276	500	0,552	3,4
Longrich (2006)	250	546	0,458	19,9
Wellnhofer (2008)	250	611	0,409	28,4
RM-Arch / RM-SL1	343	600,6	0,572	-

Tabla 4.15. Comparación de la carga alar calculada para el *Archaeopteryx* de Berlín (HMN1880/1881) desde las estimaciones de M y S_L a partir de los modelos de regresión múltiple desarrollados y de otros trabajos de reconstrucción corporal publicados. La masa corporal propuesta en los trabajos de Longrich (2006) y Wellnhofer (2008) la obtuvieron de Yalden (1984).

4.2. Alargamiento

Como se ha mencionado, el alargamiento (AR) es un parámetro que indica la geometría del ala mediante la relación entre su longitud y su superficie (B^2/S_L). Para el cálculo de este parámetro en aves extintas se requiere unos valores de B y S_L estimados previamente, los cuales son obtenidos con un error (Tablas 4.2 y 4.9). Al igual que en el caso de WL , el cálculo del AR , desde esas predicciones, conlleva una acumulación del error. Esta desviación fue calibrada en la muestra de aves modernas para cada combinación de RM estimadora de la B y estimadora de la S_L (Tabla 4.16), donde los valores de %PE se mantuvieron entre un 7% para la mejor predicción de AR y un 17,8% para la peor. Los valores de AR obtenidos finalmente para las aves basales se muestran en la Tabla 4.17.

Entre las aves modernas, destaca el elevado alargamiento (por encima de 9) de las planeadoras oceánicas, y los valores relativamente bajos (por debajo de 7) de las neognatas con vuelo ondulatorio o las que tienen vuelo aleteado y viven en ambientes arbolados (Fig. 4.7). Algunas aves, adaptadas al buceo, llegan a tener también altos valores de *AR*. Las planeadoras terrestres, las aleteadoras-planeadoras y las aleteadoras de ambientes abiertos muestran un amplio rango valores moderados, generalmente entre 5 y 10.

Envergadura (<i>B</i>)		Superficie sustentadora (<i>SL</i>)		N	Alargamiento (<i>AR</i>)
Modelo	[%MPE]	Modelo	[%MPE]		[%MPE]
RM-B1	2,6	RM-S _L Arch1	6,1	133	7,5
		RM-S _L Arch2	11,0	133	12,6
		RM-S _L Jeh1, Conf, Orph2	8,8	137	10,6
		RM-S _L Sap1, Orph1	5,8	133	7,0
		RM-S _L Enan1	6,2	135	7,7
		RM-S _L Enan2	8,8	139	10,5
		RM-S _L Enan3, Orph3	10,5	134	12,4
RM-B2	5,3	RM-S _L Arch3	14,2	163	13,7
		RM-S _L Sap2	11,2	162	11,5
		RM-S _L Enan3, Orph3	10,5	157	12,1
		RM-S _L Enan4	13,1	157	14,7
RM-B3	7,4	RM-S _L Arch3	14,2	170	16,8
		RM-S _L Jeh2, Orph4	14,1	170	17,8

Tabla 4.16. Calibración del error de predicción acumulado en el cálculo del alargamiento (*AR*) tomando los valores estimados a partir de la combinación de los modelos de regresión, para la envergadura y para la superficie de sustentación.

Dentro de Archaeopterygidae, el ejemplar de Solnhofen tiene el menor alargamiento (i.e. 5), mientras que el de Londres presenta el mayor (i.e. 7,9). Ambos han sido estimados sin la variable L_{prim} , por lo que su incertidumbre es mayor que la de los otros tres especímenes para los que sí se empleó dicha variable. Con estos ejemplares el rango de *AR* se reduce, estando entre 6,0 y 7,5, lo que los separa de las planeadoras dinámicas y de las buceadoras (Fig. 4.7). Como muestra la tabla 4.18, el alargamiento estimado para el ejemplar de Berlín fue cercano al obtenido a partir de las reconstrucciones de Elzanowski (2002) y Wellnhofer (2008), mientras que se aleja un poco más del *AR* calculado a partir de los valores de Yalden (1971) y Longrich (2006).

4. AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO

Taxón	Especie	Espécimen	AR	Int. Conf. ± [%MPE]	
Archaeopterygidae	Archaeopteryx lithographica	BMNH 37001-Londres	7,9	9,3	6,6
	A. lithographica	HMN 1880/1881-Berlín	6,0	6,4	5,5
	A. lithographica	JM 2257-Eichstätt	6,9	7,8	6,0
	A. lithographica	BMMS 500-Solnhofen	5,0	5,6	4,3
	A. lithographica	WDC-CSG100-Thermopolis	7,5	8,5	6,6
Jeholornithidae	Jeholornis prima	V 13274	5,5	6,5	4,5
	J. prima*	V 13353	6,4	7,1	5,7
Sapeornithidae	Sapeornis chaoyangensis	V 12698	7,8	8,8	6,8
	S. chaoyangensis	V 13275	7,4	8,4	6,5
	S. chaoyangensis	V 13276	7,1	8,0	6,2
	S. chaoyangensis*	DNHM 3078	6,4	6,8	5,9
Confuciusornithidae	Eoconfuciusornis zhenghi	V 11977	8,3	9,2	7,4
	Confuciusornis sanctus	V 11374	5,5	6,0	4,9
	C. sanctus	V 11640	6,6	7,3	5,9
	C. sanctus	MCFO-0374	6,8	7,5	6,1
Enantiornithes	Pengornis houi	V 15336	4,8	5,4	4,2
	Cathayornis yandica	V 9169	4,8	5,4	4,2
	Cuspirostrisornis houi	V 10897	6,4	7,2	5,6
	Eocathayornis walkeri	V 10916	4,2	4,7	3,7
	Eoenantiornis buhleri	V 11537	6,8	7,5	6,1
	Longchengornis sanyanensis	V 10530	6,7	7,5	5,9
	Longirostris hani	V 11309	6,2	6,6	5,7
	Otogornis genghisi	V 9607	6,4	7,2	5,6
	Longipteryx chaoyangensis	V 12325	5,7	6,4	5,0
	Rapaxavis pani	DNHM D2522	4,0	4,5	3,5
	Protopteryx fengningensis	V 11665	8,4	9,3	7,5
	Vescornis hebeiensis	NIGPAS 130722	5,9	6,6	5,2
	Concornis lacustris	LH-2814	5,8	6,6	4,9
	Eoalulavis hoyasi	LH-13500	4,3	4,8	3,8
Ornithuromorpha	Archaeorhynchus spathula	V 14287	6,3	7,0	5,6
	Yixianornis grabaui	V 12631	6,2	6,9	5,5
	Zhongjianornis yangi	V 15900	6,4	7,1	5,6
	Yanornis martini	V 12558	5,5	6,2	4,9
	Y. martini	V 10996	5,8	6,5	5,1
	Jianchangornis microdonta	V 16708	6,9	7,7	6,1
	Hongshanornis longicresta	V 14533	7,5	8,0	7,0
	Longicrusavis houi	PKUP V1069	5,1	5,7	4,5
	Gansus yumenensis	CAGS 04-CM003	7,3	8,2	6,5
	G. yumenensis	CAGS 04-CM004	8,3	9,3	7,3
	Ichthyornis dispar	YPM 1450	7,9	9,3	6,5
	Apsaravis ukhaana	IGM 100/1017	10,0	11,8	8,2

Tabla 4.17. Valores de alargamiento (AR) calculados para las aves basales a partir de las estimaciones de B (Tabla 4.4) y de S_L (Tabla 4.11). Los intervalos de confianza (Int. Conf.) se han calculado a partir del error de predicción del modelo RM correspondiente.

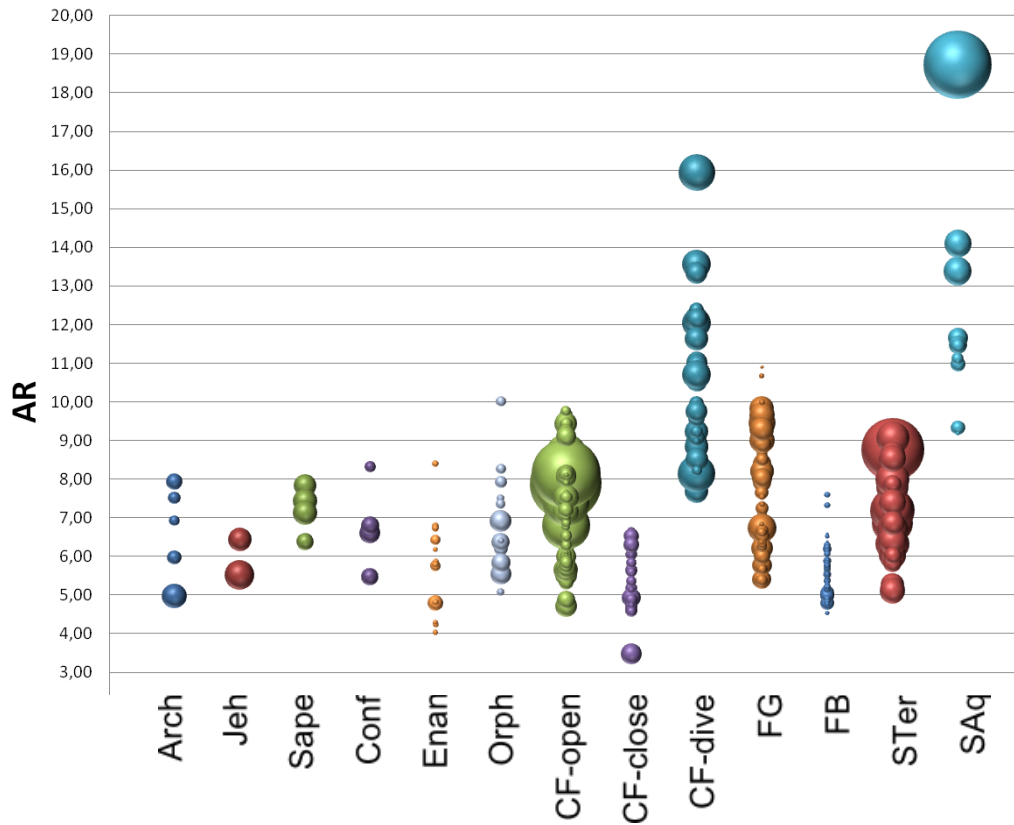


Figura 4.7. Valores de alargamiento (AR) observados en las neognatas voladoras modernas (segregados por tipos y algunos subtipos de vuelo) y en los taxones basales extintos. El tamaño de las burbujas es proporcional a la masa corporal del individuo. Arch - Archaeopterygidae; Jeh - Jeholornithidae; Sape - Sapeornithidae; Conf - Confuciusornithidae; Enan - Enantiornithes; Orph - *stem* Ornithuromorpha; CF-open - Aleteadoras continuadas de hábitat abierto; CF-close - Aleteadoras continuadas de hábitat arbolado; CF-dive - Aleteadoras continuadas adaptadas al buceo; FG - Aleteadoras-planeadoras; FB - Aleteadoras con vuelo balístico; STer - Planeadoras terrestres; SAq - Planeadoras oceánicas.

Dentro de Archaeopterygidae, el ejemplar de Solnhofen tiene el menor alargamiento (i.e. 5), mientras que el de Londres presenta el mayor (i.e. 7,9). Ambos han sido estimados sin la variable L_{prim} , por lo que su incertidumbre es mayor que la de los otros tres especímenes para los que sí se empleó dicha variable. Con estos ejemplares el rango de AR se reduce, estando entre 6,0 y 7,5, lo que los separa de las planeadoras dinámicas y de las buceadoras (Fig. 4.7). Como muestra la tabla 4.18, el alargamiento estimado para el ejemplar de Berlín fue cercano al obtenido a partir de las reconstrucciones de Elzanowski (2002) y Wellnhofer (2008), mientras que se aleja un poco más del AR calculado a partir de los valores de Yalden (1971) y Longrich (2006).

Modelo	B (mm)	SL (cm ²)	AR	% variación AR
Yalden (1971)	588	479	7,2	-21,1
Elzanowski (2002)	550	500	6,1	-1,5
Longrich (2006)	523	546	5,0	16,0
Wellnhofer (2008)	580	611	5,5	7,6
RM-B1 / RM-SL1	598	600,6	6,0	-

Tabla 4.18. Comparación del alargamiento calculado para el *Archaeopteryx* de Berlín (HMN1880/1881) a partir de las estimaciones de B y SL mediante los modelos de regresión múltiple desarrollados y de otros trabajos de reconstrucción corporal publicados.

Los dos especímenes de *Jeholornis* tienen un AR de 5,5 para el individuo adulto y de 6,4 para el juvenil. Al igual que los *Archaeopteryx*, estos valores de alargamiento coinciden con todos los tipos de vuelo de las neognatas, excepto con buceadoras y planeadoras oceánicas (Fig. 4.7).

El rango de alargamiento entre los miembros de Confuciusornithidae está entre 5,5 y 8,3. El ejemplar de *Eoconfuciusornis* es el que presenta el mayor valor de AR , separándose de aleteadores de ambientes cerrados, planeadores oceánicos y neognatas con vuelo balístico (Fig. 4.7). El menor alargamiento de los ejemplares de *Confuciusornis* coincide con los rangos de *Archaeopteryx* y *Jeholornis*. Sus valores de AR los separan de los buceadores, pero los incluyen en el rango de voladores ondulatorios.

Los miembros de *Sapeornis* tienen un alargamiento entre 6,4 y 7,8, solapando con aleteadores de ambientes abiertos, aleteadores planeadores y planeadores continentales (Fig. 4.7). El ejemplar juvenil, que ha sido estimado con menor incertidumbre que el resto (ya que incluyó la variable L_{prim}), presenta el valor más bajo de AR , en el que coincide también con aleteadores de ambientes arbolados y voladores ondulatorios. Dentro de Enantiornithes, los valores de AR oscilan entre 4 y 8,4. El miembro más antiguo, *Protopteryx*, tiene el mayor alargamiento del taxón (i.e. 8,4). Este valor es similar al de *Eoconfuciusornis*, y al igual que este, coincide con aleteadores de ambientes abiertos, aleteadores planeadores y planeadores continentales (Fig. 4.7). El resto de enantiornitas presentan un rango de AR entre 4 y 6,7, solapando además con aleteadores de ambientes arbolados y voladores ondulatorios. Los valores

de *Rapaxavis*, *Eocathayornis* y *Eoalulavis* (i.e. 4,0, 4,2 y 4,3 respectivamente) están incluso por debajo del rango de las neognatas de vuelo balístico.

Entre los taxones basales de Ornithuromorpha el rango de *AR* está comprendido entre 5,1 del pequeño *Longicrusavis* y 10 de *Apsaravis*. Nuevamente el rango es notablemente menor (6,2-7,5) cuando se tiene en cuenta únicamente a los cuatro especímenes estimados incluyendo a la variable L_{prim} (i.e. *Archaeorhynchus*, *Yixianornis*, *Jianchangornis* y *Hongshanornis*). El espécimen de *Hongshanornis* estudiado en esta memoria ofrece un valor de alargamiento de 7,5, mientras que el ejemplar estudiado por Chiappe (2014) presenta un valor de 6,4. Esta diferencia es debida a que la envergadura estimada para el ejemplar de la base de datos analizada es sensiblemente mayor. El ejemplar de *Apsaravis* tiene el mayor alargamiento entre las ornituromorfas y también entre todas las aves basales estudiadas. Su valor de *AR* lo sitúan dentro del rango de las planeadoras oceánicas, además de coincidir con algunas aleteadoras de ambientes abiertos y aleteadoras-planeadoras (Fig. 4.7). Los ejemplares de *Gansus* e *Ichthyornis* también muestran un alargamiento relativamente elevado, aunque menor que *Apsaravis*. En cambio, *Longicrusavis* y los dos ejemplares de *Yanornis* presentan los valores de *AR* más bajos, y junto con otras aves basales, como *Archaeorhynchus*, *Jianchangornis*, *Zhongjianornis* y *Yixianornis*, coincidieron con los rangos de todas las neognatas, excepto buceadoras y planeadoras oceánicas.

4.3. Frecuencia de aleteo

El trabajo realizado por unidad de masa del músculo esquelético de los vertebrados en una contracción es prácticamente constante. Esto implica que la potencia que pueden producir los músculos de vuelo de las aves (para volar activamente) depende de la masa de dichos músculos y de su frecuencia de contracción (ver Pennycuick 2008). Como estos músculos actúan directamente sobre las alas, la frecuencia de contracción será igual a la frecuencia de batido de las alas.

Hasta cierto grado, la frecuencia de aleteo (fa) está bajo el control del ave, pero un pájaro pequeño bate sus alas con mayor frecuencia que uno más grande con una forma de ala similar. Del mismo modo, entre aves del mismo tamaño, aquellas que tienen las alas más pequeñas también tienen una mayor frecuencia en el aleteo que las de alas más grandes. Por tanto, se puede pensar que hay una frecuencia “natural” a la que un ave puede batir sus alas más fácilmente, y que está determinada por las

características físicas del ala batiente. Así, Pennycuik (1990, 2001, 2008) desarrolló una ecuación para obtener la frecuencia de aleteo de un ave a partir de las tres variables aerodinámicas básicas (i.e. masa, envergadura y superficie de sustentación), así como, de la densidad del aire y aceleración de la gravedad:

$$fa = M^{3/8} (g/q)^{1/2} B^{-23/24} S_L^{-1/3} \rho^{-3/8}$$

La estimación de fa que proporciona esta función es bastante cercana a la frecuencia medida empíricamente, tal como mostraron Bruderer *et al.* (2010: Tablas 1 y 2). Para cuantificar la desviación de los valores obtenidos por la ecuación de Pennycuik respecto a los valores reales, llevamos a cabo el cálculo del error de predicción de la fa sobre la muestra de 231 neognatas del trabajo de Bruderer. El resultado fue un %PE medio del 14,1%. Además se comprobó que ningún grupo (tipo de vuelo) acumulara sistemáticamente un error entre la fa estimada por la ecuación de Pennycuik y la fa real, como puede observarse en la figura 4.8. Aunque hay que añadir que la base de datos de Bruderer carece de planeadores oceánicos estrictos, y que por tanto, el comportamiento del error en dicho grupo no pudo ser comprobado.

De modo que se han calculado los valores de fa en las neognatas de nuestra base de datos (Anexo 4). Para las aves extintas, al igual que en los casos de WL y AR, el cálculo de fa conlleva una acumulación del error, ya que se realiza a partir de las predicciones de M , B y S_L . Sin embargo, en este caso el error acumulado no puede ser cuantificado porque no se dispone de las medidas reales de fa para las neognatas de nuestra base de datos, ni de las medidas osteológicas de las aves de la base de datos de Bruderer. Entonces, asumiendo como buenas las estimaciones para las aves basales de dichas variables, se consideró el mismo error de la ecuación que el obtenido para las neognatas (i.e. 14,1%).

Entre las frecuencias de aleteo calculadas para las aves modernas (Figura 4.9), destaca la gran diferencia entre las aves con vuelo ondulatorio (fa por encima de 7 Hz, hasta los 24 Hz) y las neognatas adaptadas al planeo (fa por debajo de 7 Hz; 2-6 Hz mayoritariamente), ya sea dinámico o ascendente, lo cual es fundamentalmente una cuestión de tamaño. Las que tienen un vuelo en el que alternan fases de aleteo y de planeo también muestran mayoritariamente una fa por debajo de 8 Hz. Por su parte, las neognatas que vuelan mediante aleteo continuo abarcan un rango amplio de fa , desde 2 Hz hasta 16 Hz.

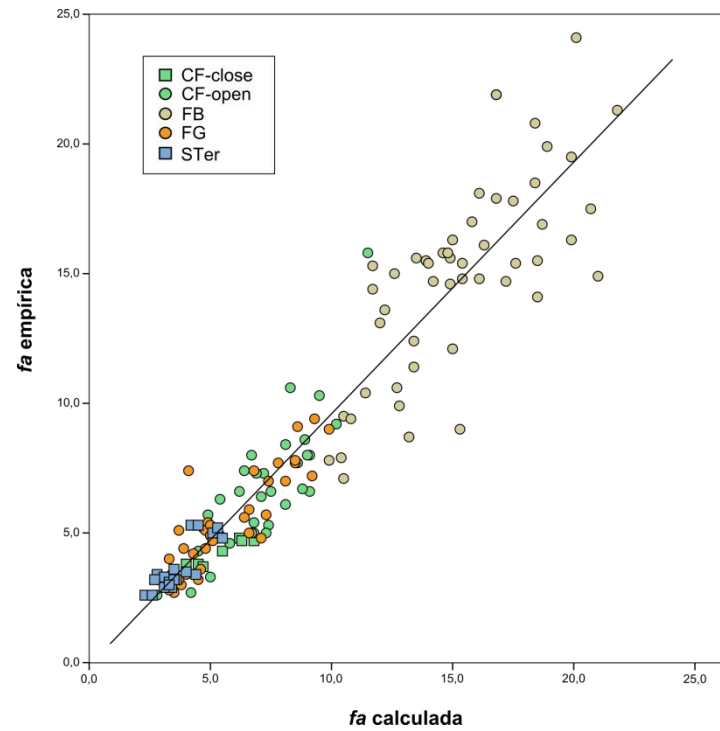


Figura 4.8. Dispersión bivalente de la *fa* medida empíricamente frente a la *fa* calculada a partir de la ecuación de Pennycuik (1990) para 154 especies de neognatas segregadas por su tipo de vuelo (datos obtenidos de Bruderer *et al.* 2010). La recta ajustada tiene un R^2 de 0,903.

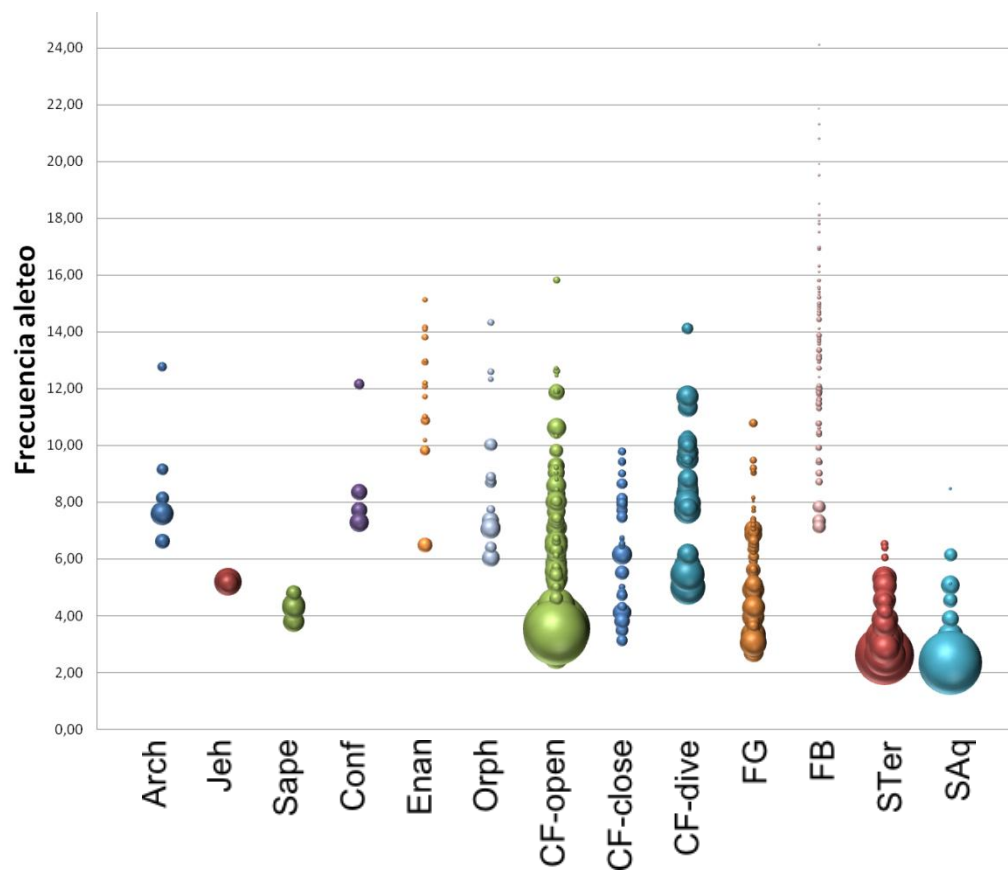


Figura 4.9. Valores de frecuencia de aleteo (f_a) calculados en las neognatas voladoras modernas (segregados por tipos y algunos subtipos de vuelo) y en los taxones basales extintos. El tamaño de las burbujas es proporcional a la masa corporal del individuo. Arch - Archaeopterygidae; Jeh - Jeholornithidae; Sape - Sapeornithidae; Conf - Confuciusornithidae; Enan - Enantiornithes; Orph - *stem* Ornithuromorpha; CF-open - Aleteadoras continuadas de hábitat abierto; CF-close - Aleteadoras continuadas de hábitat arbolado; CF-dive - Aleteadoras continuadas adaptadas al buceo; FG - Aleteadoras-planeadoras; FB - Aleteadoras con vuelo balístico; STer - Planeadoras terrestres; SAq - Planeadoras oceánicas. Unidades de f_a en Hz.

Efecto de la densidad atmosférica

La densidad de la atmósfera a lo largo del Fanerozoico ha variado como consecuencia de fenómenos de vulcanismo y de actividad fotosintética (Budyko *et al.* 1985, Berner, 1997, Dudley 1998, Ward y Berner 2011). Algunos autores han postulado que los períodos pretéritos de hiperoxia y de alta densidad atmosférica favorecieron la aparición de los animales voladores, es decir, insectos, pterosaurios, murciélagos y aves (Dudley 1998), e incluso permitieron la presencia de gigantes voladores, como el pterosaurio *Quetzalcoatlus* (Pennycuik 2008). Esto se explicaría porque una mayor concentración de O_2 permitiría una respiración más eficiente y porque la potencia mecánica necesaria para el vuelo sería menor en una atmósfera más densa, en una razón inversa de P_{mec} respecto a la potencia 0,5 de la ρ . Esta densidad del aire también afecta, aunque en menor grado, a la frecuencia “natural” de aleteo del ave, que disminuye en una proporción inversa a la potencia 3/8 de la densidad (ver Cap I, sección 2.2).

Por ello, para que las estimaciones de la f_a en las aves basales sean adecuadas, deben ser derivadas empleando la densidad atmosférica del período de tiempo en el que vivieron (y volaron). Budyko *et al.* (1985) estimaron la masa de la atmósfera en $5,2 \times 10^{18}$ Kg. La densidad atmosférica actual, en unas condiciones estándar de 1 atm de presión y 15°C de temperatura, es de $1,226 \text{ Kg/m}^3$. Así se obtiene un volumen total de la atmósfera de $4,24 \times 10^{18} \text{ m}^3$. El 99,98% de los elementos que componen la atmósfera son N_2 , O, Ar, CO_2 y vapor de H_2O . A partir de sus proporciones y de sus masas moleculares se puede obtener la masa total de cada componente en la atmósfera actual (Tabla 4.19A). El N_2 es el componente mayoritario, y su composición se ha mantenido prácticamente constante a lo largo del Fanerozoico, debido a que las rutas de fijación y extracción de este elemento son muy lentas (Budyko *et al.* 1985, Berner 2006). En cambio, las cantidades de O_2 y CO_2 atmosféricos pueden variar rápidamente en términos geológicos, debido a cambios en la actividad fotosintética de las plantas o a la

actividad volcánica. De esta forma, para estimar la densidad atmosférica de los períodos en que vivieron las aves basales representadas en la base de datos de esta memoria, se estudiaron las variaciones en la concentración de O₂ (Ward y Berner 2011: Fig. 2.2) y de CO₂ (Royer *et al.* 2007: Fig. 1) en diferentes períodos, asumiendo que la masa del resto de componentes ha permanecido constante. Además, como la densidad atmosférica es inversamente proporcional a la temperatura, según la ecuación de los gases ideales ($\rho = p_{atm} / RT$), se recalculó la densidad atmosférica en función de las temperaturas de cada período (Tabla 4.19B), dadas por Retallack (2009). Como las variaciones de O₂, de CO₂ y de temperatura ocurridos durante el Jurásico y el Cretácico son pequeñas respecto a las condiciones actuales, la variación en la densidad atmosférica también es pequeña. En el caso de mayor diferencia, hace 150 M.a., la atmósfera era casi un 4% más ligera que la actual, lo que implica que un ave en vuelo activo hubiera requerido cerca de un 2% más de potencia mecánica y una *fa* un 1,4% mayor que volando en la atmósfera actual (Tabla 4.19B). Lo mismo sucedió para el punto de 125 M.a., pero en este caso la diferencia fue aún más pequeña ($\Delta P_{mec} \sim 1\%$). Los períodos de 110 y 75 M.a. tuvieron una atmósfera ligeramente más densa, que pudo suponer un pequeño ahorro energético respecto a las condiciones actuales (en torno al 1%). Sin embargo, la pequeña magnitud de estos cambios parece indicar que la densidad atmosférica no fue un factor relevante para una diferencia aerodinámica entre las aves basales y las modernas.

A

Elemento	Composición (%)	Masa molecular (g)	Masa molec. acumulada (g)	Masa atmosférica (kg)
N ₂	78,1	28,02	2188,36	$3,93 \cdot 10^{18}$
O ₂	20,9	32	668,80	$1,20 \cdot 10^{18}$
Ar	0,93	39,95	37,15	$6,67 \cdot 10^{16}$
CO ₂	0,036	44,01	1,58	$2,84 \cdot 10^{15}$
H ₂ Ov	0,01	18	0,18	$3,23 \cdot 10^{14}$
Total	99,976		2896,24	$5,20 \cdot 10^{18}$

B

M.a.	T (°C)	%[O ₂]	M molec. acum. O ₂ (g)	%[CO ₂]	M molec. acum. CO ₂ (g)	M atm (Kg)	Densidad atm (Kg/m ³)	$\Delta\rho$ (%)	Δfa (%)	ΔP_{mec} (%)
0	15	20,9	668,8	0,04	1,6	$5,20 \cdot 10^{18}$	1,225	-	-	-
75	12,5	22	704	0,12	5,3	$5,27 \cdot 10^{18}$	1,252	2,2	-0,8	-1,1
110	12	21	672	0,17	7,5	$5,22 \cdot 10^{18}$	1,242	1,3	-0,5	-0,7
125	12,5	18,5	592	0,15	6,6	$5,07 \cdot 10^{18}$	1,205	-1,7	0,6	0,8
150	10	16	512	0,1	4,4	$4,92 \cdot 10^{18}$	1,180	-3,7	1,4	1,9

Tabla 4.19. La densidad atmosférica y sus efectos. **A.** Composición atmosférica actual y masa de cada elemento en el total de la masa de la atmósfera. **B.** Variación temporal en millones de años (M.a.) de la densidad de la atmósfera en función de los valores de temperatura (datos desde Retallack 2009), de concentración de O₂ (datos de Ward y Berner 2011) y de concentración de CO₂ (datos de Royer *et al.* 2007). $\Delta\rho$ indica el incremento (o disminución) porcentual de la densidad atmosférica pretérita respecto a la actual. Δfa indica el incremento (o disminución) porcentual de la frecuencia de aleteo de un ave para volar en una atmósfera pretérita, respecto a las condiciones actuales, según la relación $fa \propto \frac{1}{\rho^{3/8}}$. ΔP_{mec} indica el incremento (o disminución) porcentual de la potencia necesaria para que un ave vuele en una atmósfera pretérita, en relación con las condiciones actuales, según la relación $P_{mec} \propto \frac{1}{\rho^{1/2}}$.

Frecuencia de aleteo estimada en aves basales

Los valores de fa para cada ave basal fueron calculados incluyendo los valores de la densidad atmosférica correspondiente en la ecuación de Pennycuick (Tabla 4.20).

La frecuencia de aleteo en Archaeopterygidae se separa del rango de los planeadores modernos, ya que se mantiene por encima de 6,5 Hz (Figura 4.9). El pequeño ejemplar de Eichstätt tiene una frecuencia estimada de 12,7 Hz, que es notablemente mayor que las del resto de *Archaeopteryx* (rango: 6,6-9,1 Hz). Esto lo sitúa solapando únicamente con las aleteadoras de ambientes abiertos y con las aves de vuelo balístico, aunque estas últimas tienen un menor tamaño. La fa para el espécimen de Berlín a partir de nuestras estimaciones de M , B y S_L es de 8,1 Hz, que resultó similar a los valores obtenidos a partir de estimaciones publicadas (Tabla 4.21). Este ejemplar, junto con los de Londres y Thermopolis, coinciden en el rango de los tres tipos de vuelo que no son planeadores. En este rango también se encuentra el ejemplar de Solnhofen, aunque éste tiene un tamaño mayor que las aleteadoras-planeadoras y que las voladoras ondulatorias de su misma fa .

Taxón	Especie	Especimen	fa (Hz)	Int. Conf. \pm %MPE	
Archaeopterygidae	<i>Archaeopteryx lithographica</i>	BMNH 37001-Londres	6,6	7,5	5,7
	<i>A. lithographica</i>	HMN 1880/1881-Berlín	8,1	9,3	7,0
	<i>A. lithographica</i>	JM 2257-Eichstätt	12,7	14,5	10,9
	<i>A. lithographica</i>	BMMS 500-Solnhofen	7,6	8,6	6,5
	<i>A. lithographica</i>	WDC-CSG100-Thermopolis	9,1	10,4	7,8
Jeholornithidae	<i>Jeholornis prima</i>	V 13274	5,2	5,9	4,4
	<i>J. prima</i> *	V 13353	5,1	5,8	4,4
Sapeornithidae	<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 12698	3,8	4,3	3,2
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13275	4,4	5,0	3,7
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13276	4,3	4,9	3,7
	<i>S. chaoyangensis</i> *	DNHM 3078	4,8	5,5	4,1
Confuciusornithidae	<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i>	V 11977	12,1	13,8	10,4
	<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11374	7,7	8,8	6,6
	<i>C. sanctus</i>	V 11640	7,3	8,3	6,2
	<i>C. sanctus</i>	MCFO-0374	8,3	9,5	7,2
Enantiornithes	<i>Pengornis houi</i>	V 15336	6,5	7,4	5,6
	<i>Cathayornis yandica</i>	V 9169	11,7	13,3	10,0
	<i>Cuspirostrisornis houi</i>	V 10897	12,0	13,7	10,3
	<i>Eocathayornis walkeri</i>	V 10916	12,2	13,9	10,5
	<i>Eoenantiornis buhleri</i>	V 11537	13,8	15,7	11,8
	<i>Longchengornis sanyanensis</i>	V 10530	12,9	14,7	11,1
	<i>Longirostravis hani</i>	V 11309	10,2	11,6	8,7
	<i>Otogornis genghisi</i>	V 9607	10,9	12,4	9,3
	<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12325	9,8	11,2	8,4
	<i>Rapaxavis pani</i>	DNHM D2522	15,1	17,2	13,0
	<i>Protopteryx fengningensis</i>	V 11665	14,1	16,1	12,1
	<i>Vescornis hebeiensis</i>	NIGPAS 130722	14,1	16,0	12,1
	<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	11,0	12,5	9,4
	<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	12,9	14,8	11,1
Ornithuromorpha	<i>Archaeorhynchus spathula</i>	V 14287	8,7	9,9	7,5
	<i>Yixianornis grabaui</i>	V 12631	10,0	11,4	8,6
	<i>Zhongjianornis yangi</i>	V 15900	7,3	8,4	6,3
	<i>Yanornis martini</i>	V 12558	7,1	8,1	6,1
	<i>Y. martini</i>	V 10996	6,0	6,9	5,2
	<i>Jianchangornis microdonta</i>	V 16708	7,0	8,0	6,0
	<i>Hongshanornis longicresta</i>	V 14533	12,6	14,3	10,8
	<i>Longicrusavis houi</i>	PKUP V1069	14,3	16,3	12,3
	<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM003	7,7	8,8	6,6
	<i>G. yumenensis</i>	CAGS 04-CM004	8,7	9,9	7,5
	<i>Ichthyornis dispar</i>	YPM 1450	6,4	7,3	5,5
	<i>Apsaravis ukhaana</i>	IGM 100/1017	8,9	10,1	7,6

Tabla 4.20. Valores de frecuencia de aleteo (fa) calculados para los especímenes fósiles a partir de las estimaciones de M (Cap.3: Tabla 3.11), de B (Tabla 4.4) y de S_L (Tabla 4.11), y los valores correspondientes de densidad atmosférica (Tabla 4.19B). Los intervalos de confianza (Int. Conf.)

se han obtenido a partir del error de predicción medio de la ecuación de Pennycuick (1990) sobre las neognatas de la base de datos de Bruderer *et al.* (2010), que es del 14,1%.

Modelo RM	<i>M</i> (g)	<i>B</i> (mm)	<i>SL</i> (cm ²)	<i>fa</i>	% variación <i>fa</i>
Yalden (1971)	271	588	479	8,1	-0,3
Elzanowski (2002)	276	550	500	8,6	-6,2
Longrich (2006)	250	523	546	8,5	-4,2
Wellnhofer (2008)	250	580	611	7,4	9,1
Arch / B1 / SL1	343	598	600,6	8,1	-

Tabla 4.21. Comparación de la frecuencia de aleteo (*fa*) calculada para el *Archaeopteryx* de Berlín (HMN1880/1881) a partir de las estimaciones de *M*, *B* y *SL* según los de los modelos de regresión múltiple desarrollados y a partir de otros trabajos de reconstrucción corporal publicados.

Dentro de Jeholornithidae, el espécimen adulto y el juvenil presentan una *fa* calculada muy similar, de 5,2 y 5,1 Hz respectivamente. Estos valores son inferiores a los de *Archaeopteryx* y están claramente por debajo del rango *fa* de las aves modernas con vuelo ondulatorio (Figura 4.9). Además, aunque están dentro del rango de las aleteadoras de ambientes cerrados empleadas en el análisis, el tamaño de los *Jeholornis* es notablemente mayor.

Los sapeornítidos muestran una *fa* entre 3,8 y 4,8 Hz, donde el valor más alto corresponde al espécimen juvenil. La frecuencia de batido de *Sapeornis* está claramente por debajo del rango de las neognatas con vuelo ondulatorio, y también es inferior al resto de aves basales (Fig. 4.9).

La frecuencia de aleteo en Confuciusornithidae se separa del rango de los planeadores modernos, ya que se mantiene por encima de 7 Hz (Fig. 4.9). El ejemplar de *Eoconfuciusornis* tiene una frecuencia estimada de 12,1 Hz, que es notablemente mayor que la *fa* calculada para los tres especímenes de *Confuciusornis* (rango: 7,3-8,3 Hz), y muy cercana a la *fa* del *Archaeopteryx* de Eichstätt. Al igual que este último, la *fa* de *Eoconfuciusornis* se solapa únicamente con las aleteadoras de ambientes abiertos y con las aves de vuelo balístico, aunque estas últimas con un tamaño menor. Los tres ejemplares de *Confuciusornis* coinciden con el rango de *fa* de los otros especímenes de *Archaeopteryx*. Igualmente se solapan con los tres tipos de vuelo no planeado, aunque

hay que destacar que el tamaño de estos confuciusornítidos era mayor que las voladoras balísticas más grandes del análisis (i.e. *Dryocopus*).

El ejemplar de mayor tamaño dentro de Enantiornithes, perteneciente al género *Pengornis*, tiene una *fa* estimada de 6,5 Hz, situándose ligeramente por encima del rango de las neognatas planeadoras y ligeramente por debajo de las que tienen vuelo balístico, lo que realmente indica que este individuo solapa con todos los tipos de vuelo modernos (Fig. 4.9). El resto de enantiornitas muestran un rango de *fa* entre 9,8 Hz (*Longipteryx*) y 15,1 Hz (*Rapaxavis*), lo que las lleva principalmente a un solapamiento con las neognatas de vuelo balístico y las aleteadoras de ambientes abiertos.

Por último, los ejemplares del clado Ornithuromorpha muestran un rango de *fa* similar al de las enantiornitas (Fig. 4.9). Las ornituromorfas de tamaño mediano y grande (i.e. >150 g) se concentran entre 6 y 10 Hz, coincidiendo con la *fa* de los ejemplares de *Archaeopteryx* (excepto el espécimen de Eichstätt) y de *Confuciusornis*. Hay que mencionar además, que en ese rango se encuentra una laguna de valores en las enantiornitas, entre *Pengornis* y las demás. Los valores de *fa* de estas ornituromorfas solo se separan de los de las aves planeadoras modernas. En cambio, los ornituromorfos pequeños (i.e. <100 g) como son los ejemplares de *Hongshanornis* y *Longicrusavis*, muestran unos valores de *fa* por encima de 12 Hz, coincidiendo con enantiornitas de su mismo tamaño, así como, con *Eoconfuciusornis* y el *Archaeopteryx* de Eichstätt. Dicha frecuencia de aleteo solo aparece en neognatas con vuelo balístico o con aleteo continuo en ambientes abiertos.

Análisis y caracterización del vuelo aviano

Las aves modernas muestran un profundo rango de adaptaciones al vuelo, donde los diferentes modos de volar están asociados a diferentes especializaciones aerodinámicas y a distintos patrones de diseño del ala (Norberg y Rayner 1987). Dos magnitudes, la carga alar y el alargamiento, cuantifican el tamaño y la forma de las alas, y son básicas para estudios de vuelo animal (v.g. Savile 1957, Padian 1985, Norberg y Rayner 1987, Viscor y Fuster 1987, Rayner 1988, Spear y Ainley 1997, Lockwood *et al.* 1998, Álvarez *et al.* 2001, Norberg 2002, Brewer y Hertel 2007) y de Ingeniería Aeronáutica (v.g. Prandtl y Tietjens 1934, Tang y Dowell 2001, Blondeau *et al.* 2003, Buchholz y Smits 2006). La caracterización del vuelo de las aves extintas se llevó a cabo mediante la comparación respecto a las aves voladoras modernas de estos dos parámetros y de la frecuencia de aleteo, que en las aves basales han sido obtenidos a partir de las estimaciones sobre sus medidas aerodinámicas básicas (i.e. M , B y S_L). Estos parámetros, ya corregidos para la densidad de la atmósfera en la que volaban, han sido analizados conjuntamente con una serie de aspectos funcionales indicados por la anatomía de los ejemplares fósiles estudiados. También con el ambiente que indica el estudio de la roca sedimentaria en donde han sido hallados, lo que permitirá hacer una buena aproximación de las capacidades de vuelo de cada una de las aves basales analizadas.

En primer lugar, cada uno de los parámetros ha sido relacionado con la M , lo que permitió comparar sus valores entre aves del mismo tamaño. En la muestra de neognatas, la WL se escaló con la masa corporal mediante una pendiente de 0,335 (Tabla 4.22), lo que indica que el cambio en la relación M / S_L respecto al cambio de tamaño (M), es isométrico entre las aves voladoras modernas. Esto coincide con los resultados de Viscor y Fuster (1987) para 346 especies y de Pennycuick (2008) para 220 especies, que muestran un cambio isométrico de la S_L (ver Cap.1, ap.2.2), ya que obtuvieron unos coeficientes de escalado de 0,656 y 0,694, respectivamente. En el caso del alargamiento, se espera que el cambio isométrico entre la masa M y el ratio B^2 / S_L tenga una pendiente igual a cero. El valor obtenido es 0,067 (Tabla 4.22), que es

sensiblemente menor que el que obtuvo Pennycuick (i.e. 0,136). Esta ligera alometría positiva del *AR* se debe, tal como indicó este autor, a la numerosa presencia de paseriformes en la muestra, que generalmente son pequeños y tienen un *AR* bajo. Por último, la frecuencia de aleteo en neognatas voladoras, se ha escalado con la *M* mediante un coeficiente de $-0,248$, muy similar al valor obtenido por Pennycuick (i.e. $-0,256$) y ligeramente mayor que el que obtuvieron Bruderer *et al.* (2010) a partir de sus mediciones empíricas (i.e. $-0,313$). En todos los casos la pendiente es más negativa que lo esperado para una relación isométrica (i.e. $-0,167$), lo que indica que existe una alometría negativa donde las aves grandes aletean sus alas con menor frecuencia que las pequeñas. Esto se debe a que las de mayor tamaño tienen menos potencia específica disponible desde sus músculos de vuelo, y por tanto, el aleteo les resulta más costoso (Pennycuick 2008).

Y-variable	N	$\log Y = \log a + b \log M$			
		R^2	$\log a$	b	b_{iso}
WL	371	0,606	-1,228	0,335	0,333
AR	371	0,166	0,683	0,067	0
fa	369	0,524	1,398	-0,248	-0,167

Tabla 4.22. Regresión OLS de cada uno de los parámetros aerodinámicos estudiados respecto a la masa corporal, mostrando la pendiente obtenida (b) y la pendiente esperada para un escalamiento isométrico entre las variables (b_{iso}). El análisis se realizó sobre un total de 371 especímenes: 190 a partir de nuestra base de datos, 155 obtenidos del trabajo de Bruderer *et al.* (2010) y 26 especímenes de Viscor y Fuster (1987).

El análisis del morfoespacio entre la carga alar y el alargamiento es de gran importancia, como muestran algunos autores (v.g. Viscor y Fuster 1987, Rayner 1988, Norberg 2002), ya que permite estudiar la distribución de las aves voladoras en función de la relación entre la ventaja aerodinámica que otorga el *AR* (elevado *AR* reduce la resistencia inducida y de perfil) y la capacidad de maniobra y vuelo lento que permite la carga alar (baja *WL* supone una menor velocidad de vuelo y menor radio de giro). Además, la frecuencia “natural” de aleteo que un ave tiene en función de su masa, su envergadura y su superficie sustentadora, también resulta informativa para caracterizar los diferentes tipos de vuelo (ver Bruderer *et al.* 2010).

5. El vuelo de las neognatas modernas

Entre las aves modernas, las que vuelan mediante aleteo continuo son las que muestran un mayor espectro de variación en todos los parámetros (Figs. 4.6, 4.7 y 4.9). Dentro de este grupo, (1) las aleteadoras que viven en ambientes arbolados (v.g. cacatúas, podargos, córvidos pequeños y medianos, becasas, etc.) necesitan un buen control del vuelo a baja velocidad, por lo que tienen una WL baja en relación con su peso (Fig. 4.10a). Sus alas tienen un alargamiento más bajo que muchas de las neognatas de su tamaño (Fig. 4.10b), lo que les confiere mayor resistencia mecánica frente a las cargas de posibles maniobras. Su frecuencia de aleteo no se diferencia claramente de la de otros voladores modernos (Fig. 4.10c). Las aleteadoras de ambientes más abiertos tienen un rango de valores muy amplio para los tres parámetros, mostrando especializaciones concretas dentro de este tipo de vuelo. Así, (2) los galliformes y los rálidos son aves pesadas que pasan mucho tiempo forrajeando en el suelo, y que generalmente realizan pocos vuelos y de corta duración. Su vuelo es comparativamente poco eficiente, ya que presentan una WL elevada y unas alas poco alargadas (Fig. 4.11a). Esto requiere una elevada fa (Fig. 4.10c), que en muchas aves de este grupo ha disminuido su capacidad de vuelo, siendo actualmente no voladoras. Una de estas aves, *Nesoclopeus woodfordi* (familia Rallidae), muestra que la frecuencia de aleteo necesaria para que pudiera volar está bastante por encima del resto de neognatas voladoras de su tamaño, incluidos miembros de Rallidae y de Galliformes. Por otra parte, (3) los patos también vuelan mediante aleteo continuo y presentan unos valores de WL y de fa igualmente elevados (Fig. 4.10a, 4.10c). Pero a diferencia del grupo anterior, las anátidas son más voladoras y muchas especies llevan a cabo largas migraciones (Bruun *et al.* 1990, Del Hoyo *et al.* 1992). Esto se explica porque están dotadas de unas alas cortas pero de alto alargamiento (Fig. 4.10b, 4.11a) que les permiten reducir mucho la resistencia aerodinámica durante el vuelo (Norberg 2002). Aquí también se han agrupado a las aleteadoras que están capacitadas para el buceo (v.g. alcas, colimbos, patos buceadores, cormoranes, etc.). También se puede distinguir (4) el vuelo aleteado de neognatas de tamaño mediano y grande con alas de gran superficie, como garzas, grullas y flamencos. Estas aves también pueden volar durante largos periodos de tiempo gracias a su baja WL (Fig. 4.10a) que permite que sus aleteos sean muy eficientes en

producir más sustentación. Otra “estrategia” la presentan (5) las aves limícolas que son generalmente migrantes de larga distancia. Estas aves tienen un vuelo muy eficiente gracias a su *WL* relativamente baja y al alargamiento moderadamente elevado de sus alas (Fig. 4.11a), teniendo además una *fa* menor que muchas otras neognatas de su tamaño (Fig. 4.10c).

Las neognatas que alternan fases de aleteo con fases de planeo presentan un también un amplio rango de variación en los parámetros, aunque se puede destacar que todas ellas tienen, en general, un alargamiento entre moderado y alto, y una frecuencia de aleteo menor que muchas otras neognatas de su tamaño. Dentro de este grupo, hay aves que son capaces de realizar un planeo dinámico de forma facultativa, como son las gaviotas, los charranes y los págalos. Para ello, al igual que las planeadoras oceánicas más estrictas (i.e. albatros y pardelas), presentan una *WL* y *fa* bajas (Fig. 4.10a, 4.10c y 4.11b), y están dotadas de unas alas con un elevado alargamiento, aunque ligeramente menor que las estrictas (Fig. 4.10b). Dentro de las aleteadoras-planeadoras, las rapaces nocturnas son capaces de transportar presas que suponen una carga adicional importante durante el vuelo. Esto es posible gracias a que presentan unas alas relativamente grandes que les confieren una carga alar muy baja (Fig. 4.10a). Sus valores de *AR* son moderados (Fig. 4.10b) y su frecuencia de aleteo baja (Fig. 4.10c). Por otra parte, las aves con aleteo-planeo adaptadas a cazar en el aire (v.g. halcones, vencejos, chotacabras, golondrinas, etc.) necesitan alcanzar un compromiso entre la capacidad de maniobra y el vuelo a alta velocidad para poder perseguir a sus presas. Por ello tienen una *WL* que es intermedia entre todas las neognatas, siendo ligeramente mayor que las aleteadoras-planeadoras mencionadas (Fig. 4.10a). La elevada velocidad la alcanzan gracias a que sus alas se disponen en flecha (ver Cap.1, ap.2.4) teniendo un alargamiento relativamente elevado (Fig. 4.10b), que les otorgan una alta eficiencia energética durante vuelos prolongados. Debido a la eficiencia de sus alas, la frecuencia “natural” de aleteo está por debajo de la mayoría de voladoras actuales de su tamaño, aunque es mayor que los miembros de este grupo capaces de planeos facultativos y de transportar cargas adicionales (Fig. 4.10c). Por último, otras aves que muestran este tipo de vuelo (v.g. palomas, tórtolas, cucos, carracas, etc.) no tienen una *WL* excesivamente baja, su alargamiento es moderado y su frecuencia de aleteo es superior al resto de aleteadores-planeadores (Fig. 4.10a-c). Cabe destacar que palomas y tórtolas tienen un

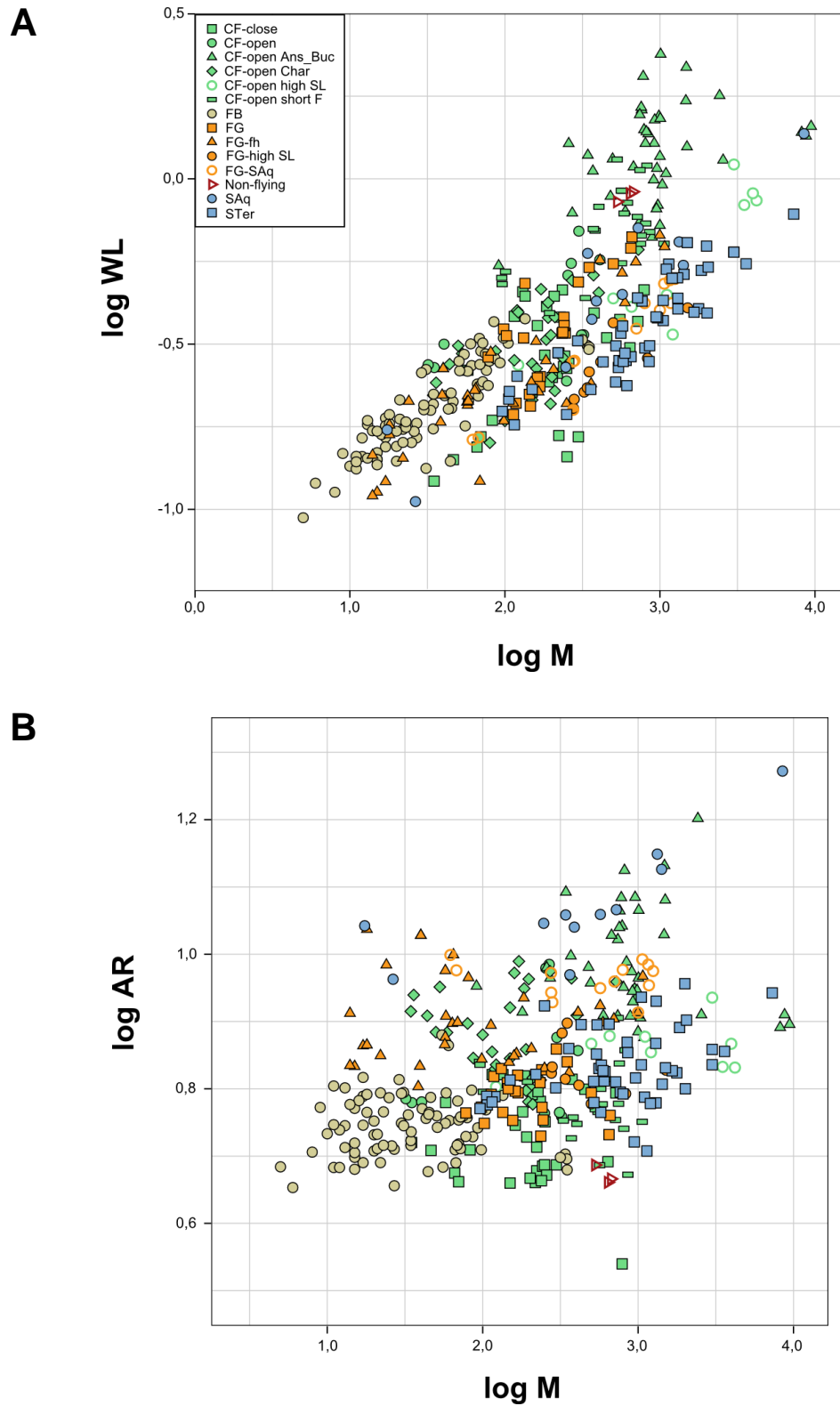
ciclo de aleteo en el que la fase de planeo es tan corta que podrían considerarse también como aleteadoras continuadas (ver Bruderer *et al.* 2010).

Las neognatas modernas que vuelan alternando fases activas de aleteo con fases inactivas balísticas (i.e. paseriformes y pájaros carpintero) son principalmente de pequeño tamaño y muestran unos valores de carga alar moderados, en comparación con los otros grupos de vuelo (Fig. 4.10a), aunque los aleteadores-planeadores y los planeadores de su mismo tamaño tienen una WL aún menor. Su WL relativamente baja, unida a que poseen unas alas poco alargadas (Fig. 4.11a) y con morfología elíptica, les permite tener una alta maniobrabilidad. Sin embargo, esa baja carga alar maximiza la resistencia de perfil de las alas en aves pequeñas (Bruderer y Boldt 2001). Así que tener una fase durante el ciclo de vuelo en la que las alas están completamente plegadas sin producir resistencia, resulta finalmente más ventajoso. La pérdida de sustentación y de propulsión que se produce durante esta fase inactiva es compensada con una mayor frecuencia de aleteo durante la fase activa, y por ello son el grupo que presentan los valores más altos de fa (Fig. 4.10c).

Por último, las aves predominantemente planeadoras son en general de tamaño mediano y grande. Sin embargo su WL es relativamente baja en comparación con otras voladoras de su mismo tamaño, al igual que ocurre con la fa (Fig. 4.10c). Dentro de este grupo, las aves adaptadas a planear aprovechando las corrientes térmicas ascendentes (v.g. rapaces diurnas, cigüeñas, y pelícanos) tienen unos valores de WL muy bajos (Fig. 4.10a), porque sus alas tienen una gran S_L que les permite aprovechar al máximo dichas corrientes. Las rapaces diurnas, al igual que las nocturnas, también son capaces de transportar presas considerables gracias a esta baja WL . Las planeadoras ascendentes presentan un alargamiento moderadamente elevado (Fig. 4.10b), donde las más aleteadoras (cuervos, cornejas, gaviñanes y azores) tienen valores más bajos. Sus grandes alas producen un aleteo muy eficiente, por lo que tienen unos valores bajos de fa (Fig. 4.10c). Por otro lado, las neognatas adaptadas al planeo dinámico se caracterizan por tener un alargamiento muy elevado (Fig. 4.10b). Dicho AR , unido a su baja WL (Fig. 4.10a), les permite aprovechar el gradiente de velocidad del viento por encima de las olas para ganar altura de forma rápida y eficiente. Su frecuencia de aleteo, al igual que en los planeadores continentales, también es baja (Fig. 4.10c).

La distribución de las especies modernas obtenida entre los valores de alargamiento y de carga alar (Fig. 4.11a) coincide notablemente con el diagrama

obtenido y modificado de Rayner (1988) para aves no passeriformes (Fig. 4.1), así como, con el resultado de Norberg (2002: Fig. 16). Además, la distribución de los grupos de vuelo respecto a la relación entre la masa corporal y la carga alar (Fig. 4.10a) también es semejante a los resultados de Viscor y Fuster (1987: Fig. 2-2).



C

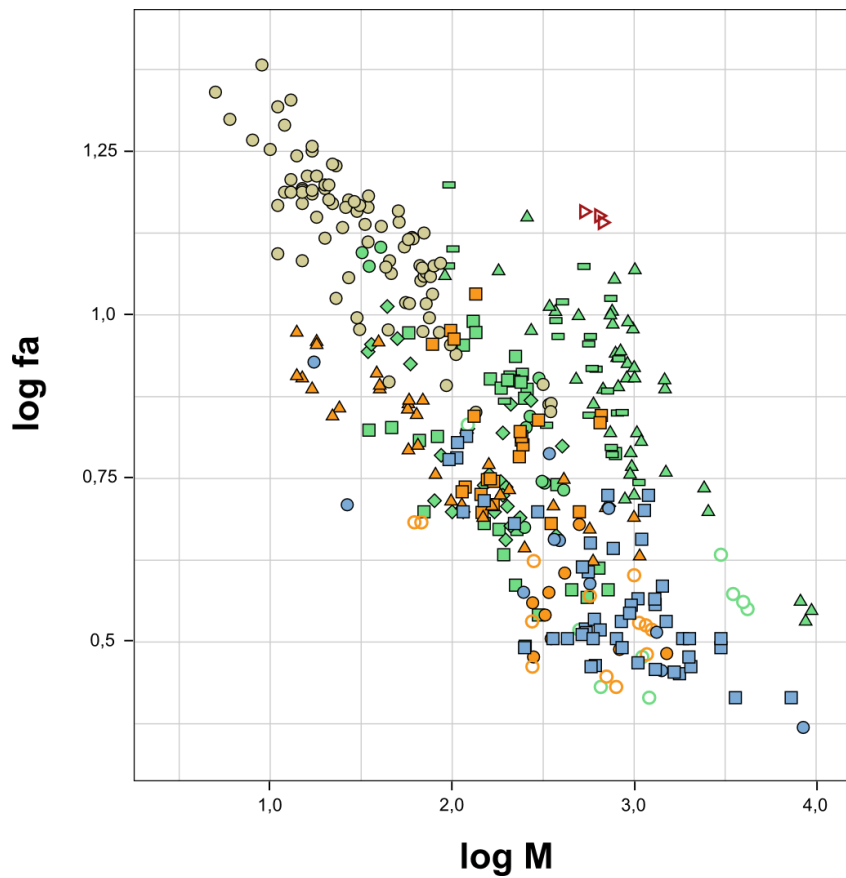
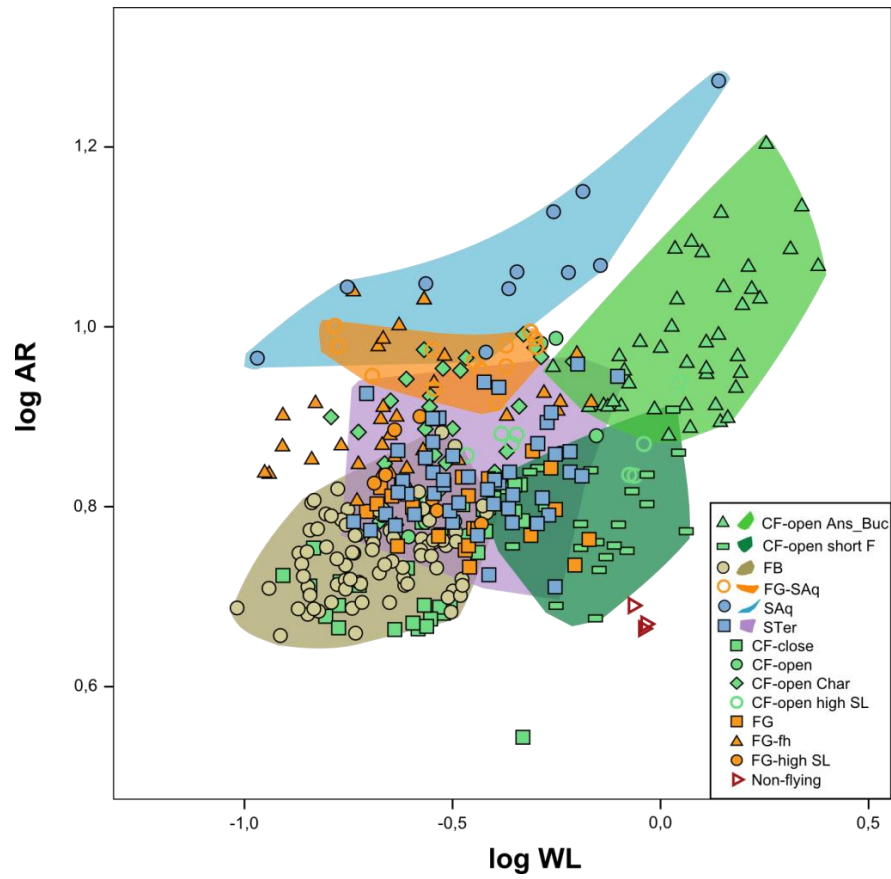
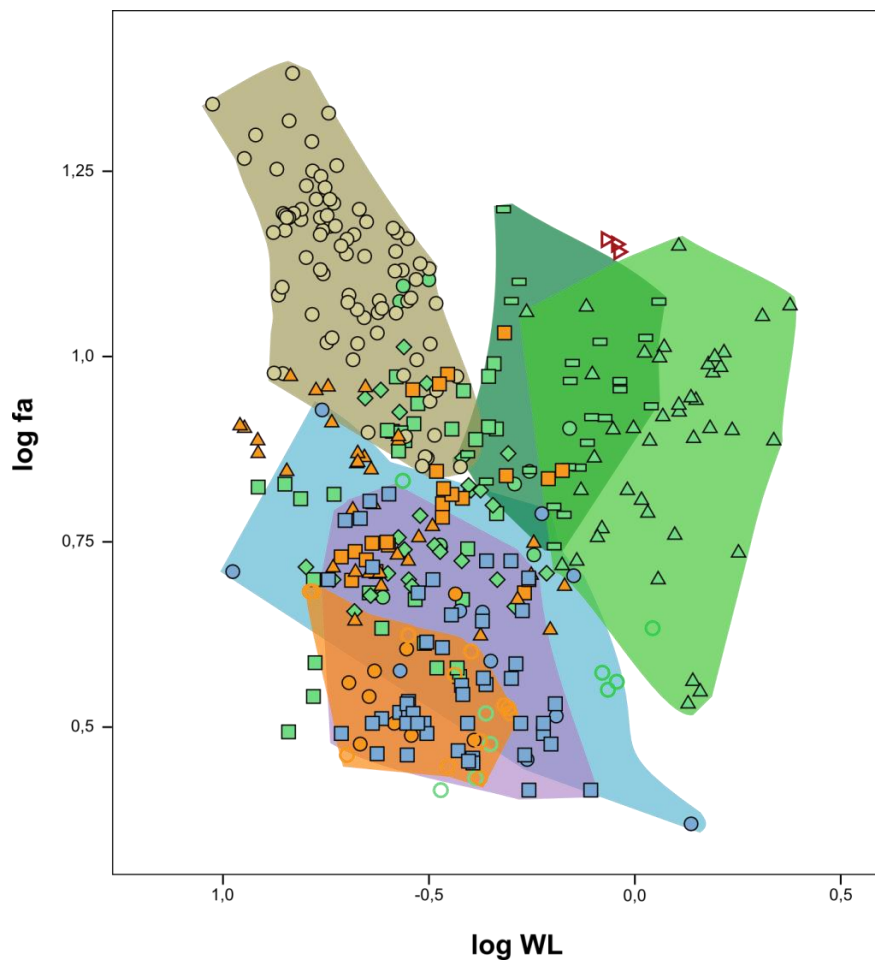


Figura 4.10. Diagramas de dispersión de los parámetros aerodinámicos respecto a la masa corporal de las aves voladoras modernas analizadas. Los resultados de las regresiones son mostrados en la tabla 4.18. Para los individuos de la base de datos analizada en esta memoria, la masa corporal fue tomada para cada uno de ellos, mientras que para las aves obtenidas de los datos de Viscor y Fuster (1987) y de Bruderer *et al.* (2010), la masa empleada fue la media de las especies. **(A)** Diagrama del logaritmo de la carga alar (WL) frente al logaritmo de la masa (M). **(B)** Diagrama del logaritmo del alargamiento (AR) frente al logaritmo de la masa (M). **C.** Diagrama del logaritmo de la frecuencia de aleteo (*fa*) frente al logaritmo de la masa (M). Los colores representan los cuatro tipos básicos de vuelo: verde - aleteadores continuos (CF); naranja - aleteadores planeadores (FG); azul - planeadores (S); marrón - aleteadores con vuelo ondulatorio (FB). Las formas geométricas representan los subtipos, dentro de cada tipo, explicados en el texto. CF-close: CF de ambientes arbolados; CF-open: CF de ambientes más abiertos (en el gráfico son martines pescadores y pteroclidiformes); CF-open Ans_Buc: CF tipo patos y aves buceadoras; CF-open Char: CF tipo Charadriiformes; CF-open high SL: CF con alta S_L ; CF-open shortF: CF poco voladoras y de vuelos cortos (tipo galliformes y rálidos); FG: aleteadores planeadores (en las figuras, palomas, cucos y carracas); FG-fh: FG cazadores en vuelo; FG- high SL: FG con alta S_L ; FG-SAq: FG con capacidad de planeo dinámico; SAq: planeadores oceánicos estrictos; STer: planeadores de corrientes térmicas.

A**B**

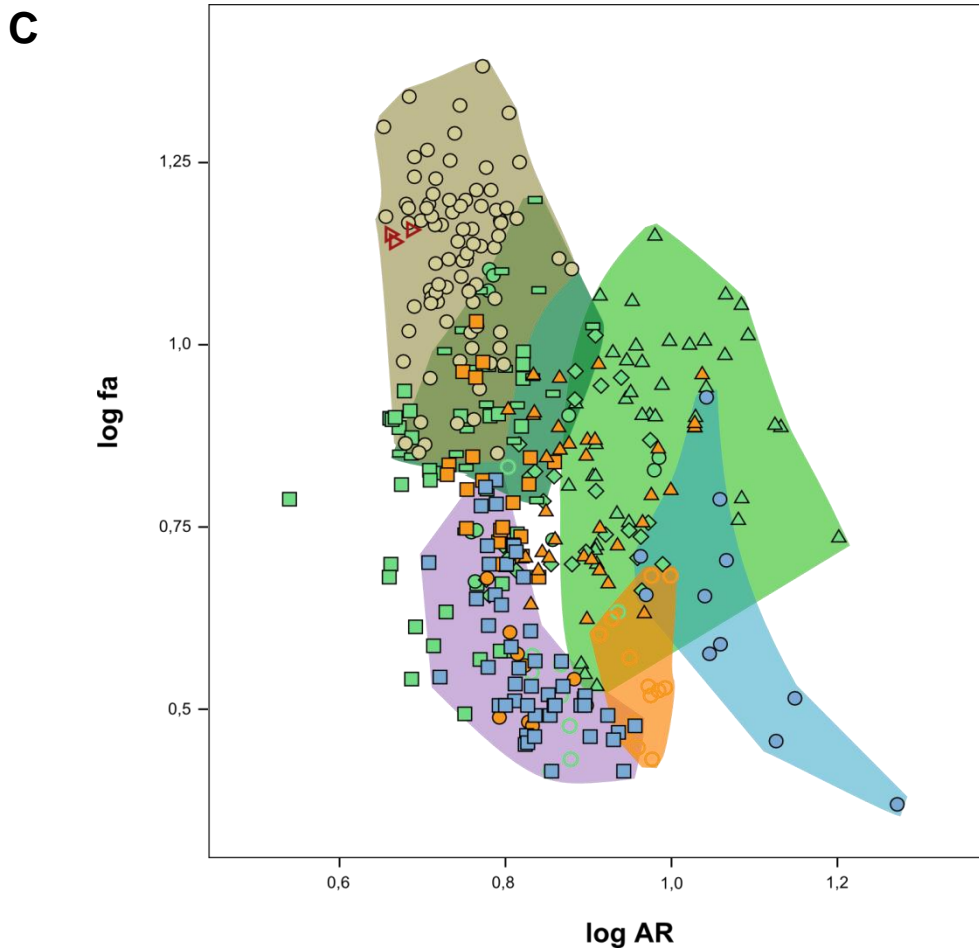


Figura 4.11. Diagramas de dispersión entre los tres parámetros aerodinámicos estudiados para las aves voladoras modernas, tomados en logaritmos. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente al alargamiento (AR). **(B)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la frecuencia de aleteo (fa). **C.** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la frecuencia de aleteo (fa). Al igual que en la Fig. 4.10, los colores representan los cuatro tipos básicos de vuelo y los símbolos representan los subtipos dentro de cada uno de ellos. Se muestran también polígonos que recogen la variación de algunos de los grupos, que se diferencian (con mayor o menor solapamiento) del resto de aves.

6. El vuelo de las aves basales

Una vez conocido cómo se distribuyen los diferentes tipos de voladoras modernas en cuanto a los parámetros aerodinámicos estudiados, puede llevarse a cabo un análisis comparativo con las estimaciones obtenidas para los especímenes fósiles (Tabla 4.23) con objeto de aproximar las características de vuelo de los taxones basales.

Taxón	Especie	Espécimen	<i>M</i> (g)	<i>B</i> (mm)	<i>S_L</i> (cm ²)	<i>WL</i> (g/cm ²)	<i>AR</i>	<i>fa</i> (Hz)
Archaeopterygidae	<i>Archaeopteryx lithographica</i>	BMNH 37001	450	766	740	0,609	7,9	6,7
	<i>A. lithographica</i>	HMN 1880/1881	343	598	601	0,572	6,0	8,2
	<i>A. lithographica</i>	JM 2257	176	400	232	0,759	6,9	12,9
	<i>A. lithographica</i>	BMMS 500	1088	784	1238	0,879	5,0	7,7
	<i>A. lithographica</i>	WDC-CSG100	264	549	401	0,657	7,5	9,3
Jeholornithidae	<i>Jeholornis prima</i>	V 13274	1516	1094	2172	0,698	5,5	5,2
	<i>J. prima</i> *	V 13353	983	1027	1641	0,599	6,4	5,2
Sapeornithidae	<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 12698	900	1264	2041	0,441	7,8	3,8
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13275	1041	1186	1893	0,550	7,4	4,4
	<i>S. chaoyangensis</i>	V 13276	1038	1188	1979	0,524	7,1	4,3
	<i>S. chaoyangensis</i> *	DNHM 3078	491	912	1305	0,376	6,4	4,8
Confuciusornithidae	<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i>	V 11977	217	450	244	0,893	8,3	12,2
	<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11374	520	668	818	0,636	5,5	7,8
	<i>C. sanctus</i>	V 11640	762	786	938	0,813	6,6	7,3
	<i>C. sanctus</i>	MCFO-0374	550	674	669	0,823	6,8	8,4
Enantiornithes	<i>Pengornis houi</i>	V 15336	437	695	1008	0,433	4,8	6,5
	<i>Cathayornis yandica</i>	V 9169	63	309	199	0,318	4,8	11,8
	<i>Cuspirostrisornis houi</i>	V 10897	70	330	169	0,412	6,4	12,1
	<i>Eocathayornis walkeri</i>	V 10916	56	286	193	0,290	4,2	12,3
	<i>Eoenantiornis buhleri</i>	V 11537	80	317	148	0,541	6,8	13,9
	<i>Longchengornis sanyanensis</i>	V 10530	86	335	167	0,518	6,7	13,0
	<i>Longirostravis hani</i>	V 11309	39	318	164	0,240	6,2	10,2
	<i>Otogornis genghisi</i>	V 9607	171	432	291	0,588	6,4	10,9
	<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12325	193	463	373	0,517	5,7	9,9
	<i>Rapaxavis pani</i>	DNHM D2522	47	238	141	0,334	4,0	15,2
	<i>Protopteryx fengningensis</i>	V 11665	70	316	119	0,589	8,4	14,2
	<i>Vescornis hebeiensis</i>	NIGPAS 130722	50	272	126	0,394	5,9	14,2
	<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	70	342	202	0,347	5,8	11,1
	<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	45	262	160	0,279	4,3	13,1
Ornithuromorpha	<i>Archaeorhynchus spathula</i>	V 14287	272	550	479	0,568	6,3	8,8
	<i>Yixianornis grabaui</i>	V 12631	321	522	440	0,729	6,2	10,1
	<i>Zhongjianornis yangi</i>	V 15900	570	724	825	0,691	6,4	7,4
	<i>Yanornis martini</i>	V 12558	772	773	1079	0,715	5,5	7,1
	<i>Y. martini</i>	V 10996	618	820	1154	0,535	5,8	6,1
	<i>Jianchangornis microdonta</i>	V 16708	820	822,5	980	0,837	6,9	7,1
	<i>Hongshanornis longicresta</i>	V 14533	88	350	163	0,540	7,5	12,7
	<i>H. longicresta</i> †	DNHM D2945/6	65	320	160	0,406	6,4	12,4
	<i>Longicrusavis houi</i>	PKUP V1069	89	299	176	0,504	5,1	14,4
	<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM003	156	537	392	0,399	7,4	7,7
	<i>G. yumenensis</i>	CAGS 04-CM004	162	515	322	0,505	8,3	8,7
	<i>Ichthyornis dispar</i>	YPM 1450	248	682	587	0,423	7,9	6,3
	<i>Apsaravis ukhaana</i>	IGM 100/1017	184	546	298	0,618	10,0	8,8

Tabla 4.23. Estimaciones obtenidas de masa corporal (M), envergadura (B), superficie sustentadora (S_L), carga alar (WL), alargamiento (AR) y frecuencia de aleteo (fa), para las aves basales analizadas en esta memoria. *Individuos descritos inequívocamente como juveniles. † Ejemplar de *H. longicresta* cuyas variables fueron tomadas del trabajo de Chiappe *et al.* (2014), excepto la fa , que sí fue calculada.

6.1. Características aerodinámicas de Archaeopterygidae

Los valores obtenidos de masa corporal, envergadura alar y superficie de sustentación para los ejemplares de *Archaeopteryx*, han estimado que la frecuencia “natural” de aleteo para llevar a cabo un vuelo propulsado está entre los 6,7 Hz del ejemplar de Londres y los 12,9 Hz del pequeño espécimen de Eichstätt (Tabla 4.23). Estos valores de fa son relativamente elevados, en relación con la mayoría de neognatas de su mismo tamaño (Fig. 4.12c) y de su misma WL (Fig. 4.13b). En ambos casos coinciden con el rango de fa de las aleteadoras continuas actuales más pesadas y con mayor carga: las tipo Galliformes y Rallidae, que pasan largos períodos en el suelo sin volar. También coinciden, aunque más marginalmente, con las aleteadoras de alto AR tipo anseriformes y buceadores. Esto indica que la masa corporal, la envergadura y la superficie alar de los miembros de *Archaeopteryx* son compatibles con un vuelo aleteado activo, similar a estas aves con las que coincide.

En comparación con las neognatas voladoras modernas, *Archaeopteryx* presenta unas alas con unas plumas de vuelo asimétricas que parecen completamente funcionales (Rayner 2001), en cambio su cintura escapular es primitiva, similar a la de los terópodos no voladores (Ostrom 1974, Rayner 2001, Close y Rayfield 2012). Una limitación anatómica muy importante es que su fosa glenoidea está orientada lateralmente (en neognatas es dorsolateral). Esto indica que el húmero no podría elevarse mucho más allá del nivel del dorso (Jenkins 1993, Senter 2006), lo que reduciría muy significativamente la amplitud de movimiento del ala que estas aves serían capaces de realizar. Desde un punto de vista puramente aerodinámico, el vuelo propulsado a velocidades relativamente elevadas sería factible con una baja amplitud de aleteo, mediante *continuous vortex gait* (Rayner 2001; ver Cap.1, sección 2.1). Pero los miembros de Archaeopterygidae precisarían de una fa notablemente mayor que la estimada, ya que la amplitud del movimiento se relaciona inversamente con la frecuencia (ver Nudds *et al.* 2004). Una mayor fa localizaría al espécimen de Eichstätt por encima del rango de valores de las neognatas voladoras de su misma masa y WL incluidas en el análisis (Fig.

4.12c y 4.13b), lo que podría indicar que sería incapaz de un vuelo sostenido. En cambio, una mayor *fa* aún permitiría al resto de ejemplares situarse dentro del rango de aleteadoras pesadas, por lo que el vuelo activo aún sería aerodinámicamente posible. Ya que la frecuencia de aleteo que tiene un ave depende de la potencia generada por unidad de masa muscular (i.e. potencia específica; Pennycuick 2008), esta mayor *fa* de *Archaeopteryx* requeriría una musculatura de vuelo más desarrollada que las aves modernas, y más aún considerando que la P_{mec} necesaria para el vuelo en la atmósfera de hace 150 M.a. era un 2% mayor (Tabla 4.19b). Sin embargo, los músculos más importantes de vuelo, los pectorales, no solo no estarían más desarrollados, sino que previsiblemente pudieron estar más reducidos (Rayner 2001, Elzanowski 2002), tal como indica la presencia en *Archaeopteryx* de un esternón no osificado y probablemente de dimensiones relativamente reducidas (Wellnhofer y Tischlinger 2004, O'Connor *et al.* 2011). Por tanto, la limitación mecánica impuesta por la estructura del hombro y la limitación energética impuesta por una musculatura de vuelo menos desarrollada, probablemente impedirían a los miembros de *Archaeopteryx* alcanzar una frecuencia de aleteo suficiente para poder llevar a cabo un vuelo propulsado prolongado. Se apoya así la conclusión de Senter (2006) basada únicamente en la disposición del hombro. Otros autores también apoyaron que *Archaeopteryx* no era capaz de un vuelo propulsado sostenido debido al diseño grácil del raquis de las plumas remeras (Nudds y Dyke 2010, Nudds *et al.* 2011, Wang *et al.* 2012), aunque la validez de dicho carácter es mucho más cuestionable (ver Paul 2010, Zheng *et al.* 2010).

Entonces, si *Archaeopteryx* no podía mantener un vuelo aleteado sostenido, ¿por qué sus alas tienen la anatomía y la morfología de un animal volador (Rayner 2001), capaces de generar una fuerza de sustentación significativa? Hay dos posibles explicaciones para ello: (1) que estas aves basales estuvieran adaptadas a un vuelo de planeo, como proponen entre otros Chatterjee y Templin (2003) y Longrich (2006), o bien, (2) que fueran aves corredoras que se aprovecharían del impulso proporcionado por el aleteo, que es la alternativa propuesta por Burgers y Chiappe (1999), Dial (2003) y Dial *et al.* (2008).

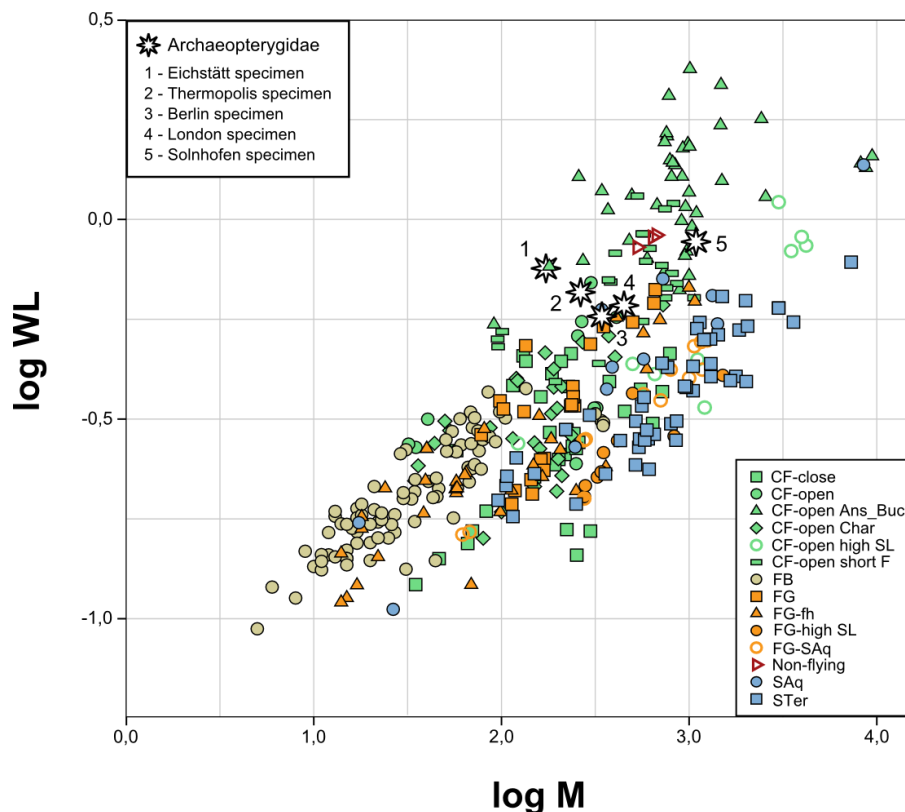
Para poder planear (1), *Archaeopteryx* necesitaría trepar a sitios elevados, como árboles, y lanzarse desde allí. Algunos trabajos han defendido que sus garras manuales y pedales estaban adaptadas para trepar (v.g. Yalden 1985, Feduccia 1993 y Elzanowski 2002), pero otros concluyeron que la morfología de las garras y de otros elementos no

indicaba dicha capacidad, sino que eran más típicas de formas corredoras (v.g. Peters y Görgner 1992, Hopson 2001, Glen y Bennet 2007, Dececchi y Larsson 2011). Desde un punto de vista aerodinámico, esta hipótesis de planeo es improbable para el ejemplar de Solnhofen, ya que su elevada *WL* y bajo *AR* lo alejan de los planeadores modernos, y lo sitúan junto a las aves no voladoras de la muestra (Fig. 4.13a). En cambio, el resto de especímenes sí muestran unos valores de *AR* y *WL* dentro del rango de los planeadores continentales modernos (Fig. 4.13a), por lo que aerodinámicamente sí podrían realizar un vuelo planeado. Sin embargo, su *WL* es notablemente mayor que la de dichos planeadores de su mismo tamaño (Fig. 4.12a). La elevada *WL* llevaría a que los miembros de *Archaeopteryx* alcanzaran velocidades de planeo elevadas, y sería equivalente a que una perdiz o un pato volaran únicamente planeando. Además, aunque pudieran tener cierto control durante el vuelo gracias al dedo I de la mano (Meseguer *et al.* 2008, 2012) y a su cola larga (Evangelista *et al.* 2013), su capacidad de maniobra sería baja en relación con las aves modernas (v.g. Rayner 2001, Elzanowski 2002). En las neognatas actuales, el músculo supracoracoideo lleva a cabo el movimiento de supinación del ala para frenar en el aire justo antes del aterrizaje (Poore *et al.* 1997), lo que les permite aterrizar suavemente. La ausencia de canal trióseo en *Archaeopteryx*, indica que no podrían frenar de esta forma tan eficiente. Por tanto, la alta velocidad de planeo que tendrían debido a su elevada *WL*, sumado a una capacidad de control y frenado menos eficiente, pudieron impedir a *Archaeopteryx* llevar a cabo planeos prolongados o desde posiciones muy elevadas. Coincidiendo con Balda *et al.* (1985), *Archaeopteryx* necesitaría un cambio morfológico considerable para poder planear a velocidades que no fueran letales. Aunque hay que mencionar que en el caso de que las extremidades posteriores y la cola proporcionaran cierta sustentación (Longrich 2006), esto reduciría su *WL*.

La otra hipótesis (2) plantea que *Archaeopteryx*, sin ser capaz de un vuelo sostenido, aleteaba sus alas para obtener un impulso adicional para correr, superar pendientes y/o saltar, del mismo modo en que lo hacen muchas neognatas y paleognatas modernas (Dial 2003, Dial *et al.* 2008), incluidos sus pollos no voladores. Burgers y Chiappe (1999) también mostraron los beneficios del aleteo durante la carrera de *Archaeopteryx*, aunque en su caso, proponían que esto le permitía alcanzar una velocidad adecuada para despegar y llevar a cabo un vuelo activo. Los resultados muestran que todos los especímenes de *Archaeopteryx* están dentro del rango de las

aleteadoras de vuelo corto (tipo galliformes y rálidos) en todos los parámetros aerodinámicos analizados (Figs. 4.12a-c y 4.13a-c). Anatómicamente, este aleteo en carrera no supone un movimiento tan dorsoventral, sino que tendría un mayor componente antero-posterior, lo que sería compatible con la orientación lateral de la cavidad glenoidea de *Archaeopteryx*. Además, esta hipótesis también es compatible con el hecho de que gran parte de su esqueleto poscraneal contenga numerosos caracteres plesiomórficos, indicando unos hábitos muy corredores (Ostrom 1974, Hopson 2001, Chiappe 2007, Dececchi y Larsson 2011, Close y Rayfield 2012). Por tanto, un escenario en el que *Archaeopteryx* correría, saltaría y superaría pendientes, ayudándose del impulso generado por el aleteo de sus alas, parece la hipótesis más probable sumando las características aerodinámicas inferidas en este trabajo y las evidencias anatómicas mostradas por los fósiles. Este escenario, sin embargo, no es excluyente de la posibilidad de que *Archaeopteryx* pudiera lograr desplazamientos aleteados más prolongados que un simple salto (gracias a ese impulso de las alas), ni con una capacidad de planeo considerable que podían explotar desde alturas no muy elevadas. Aunque esto es menos plausible aerodinámicamente en el caso del espécimen de Solnhofen).

A



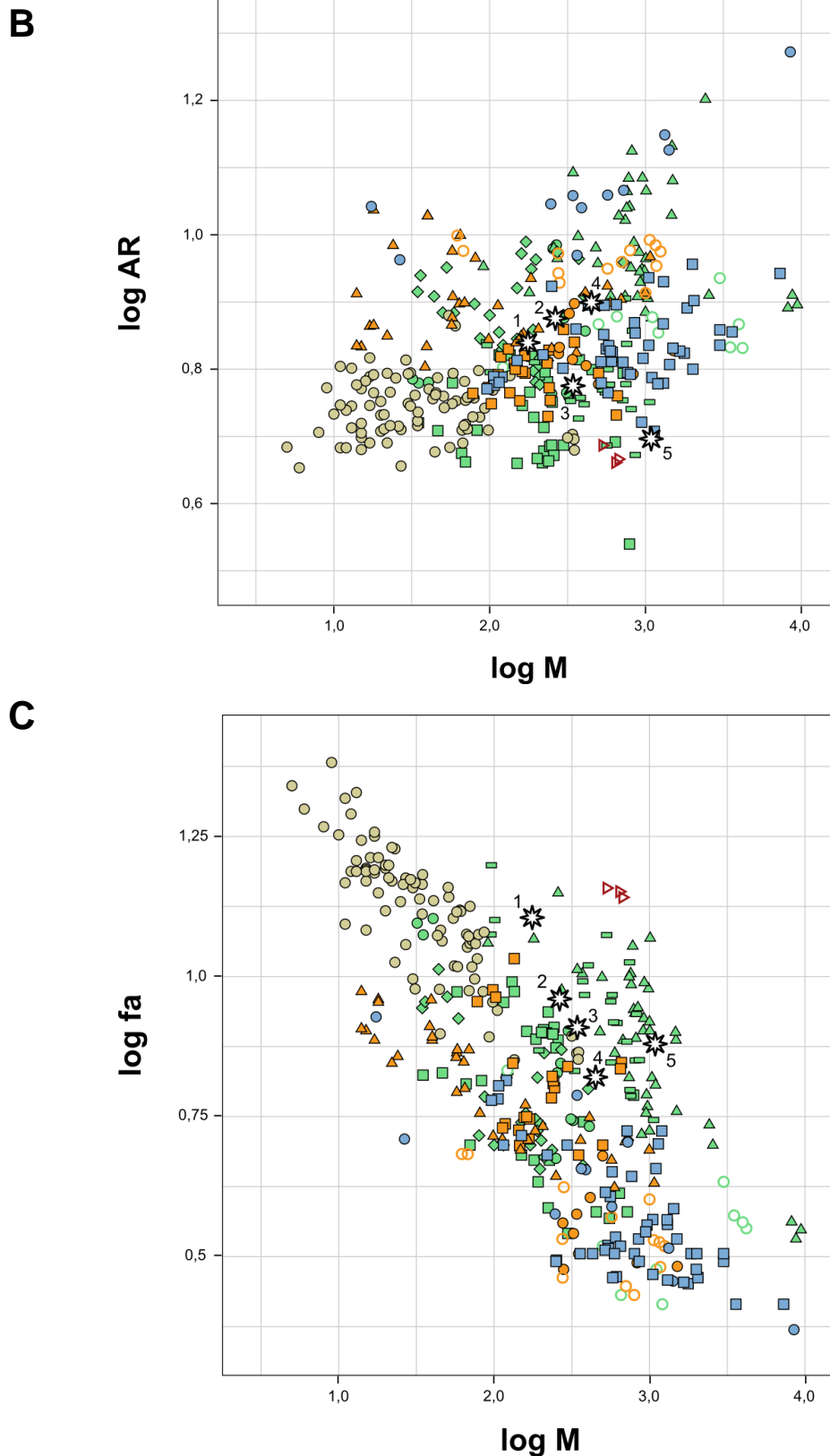
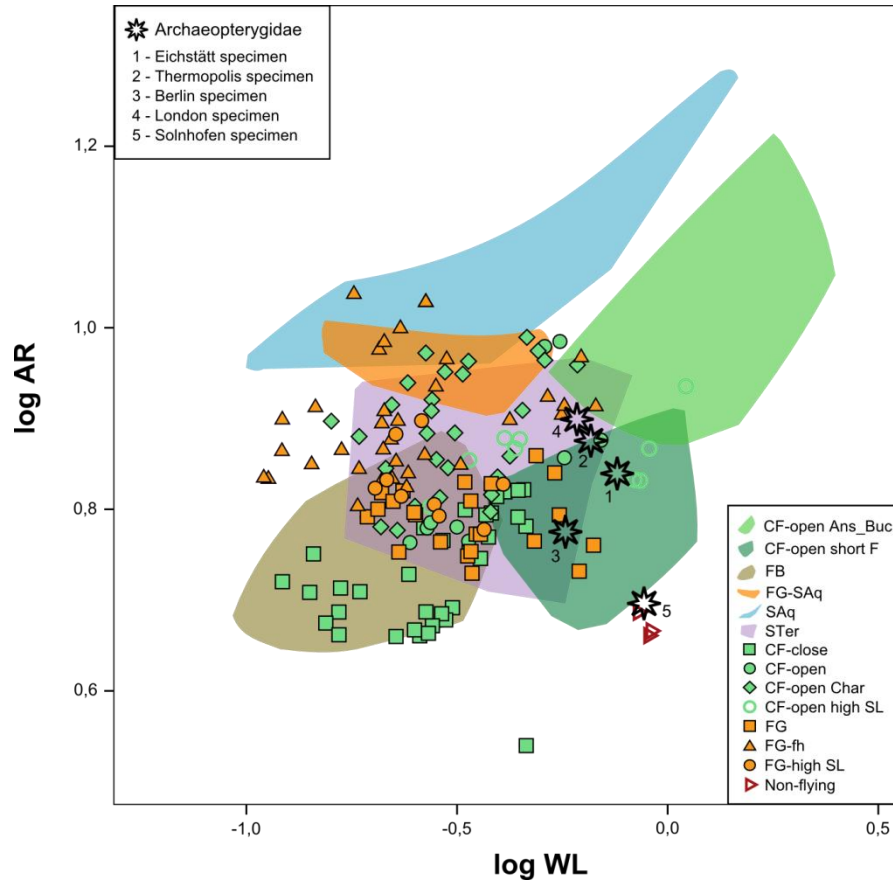
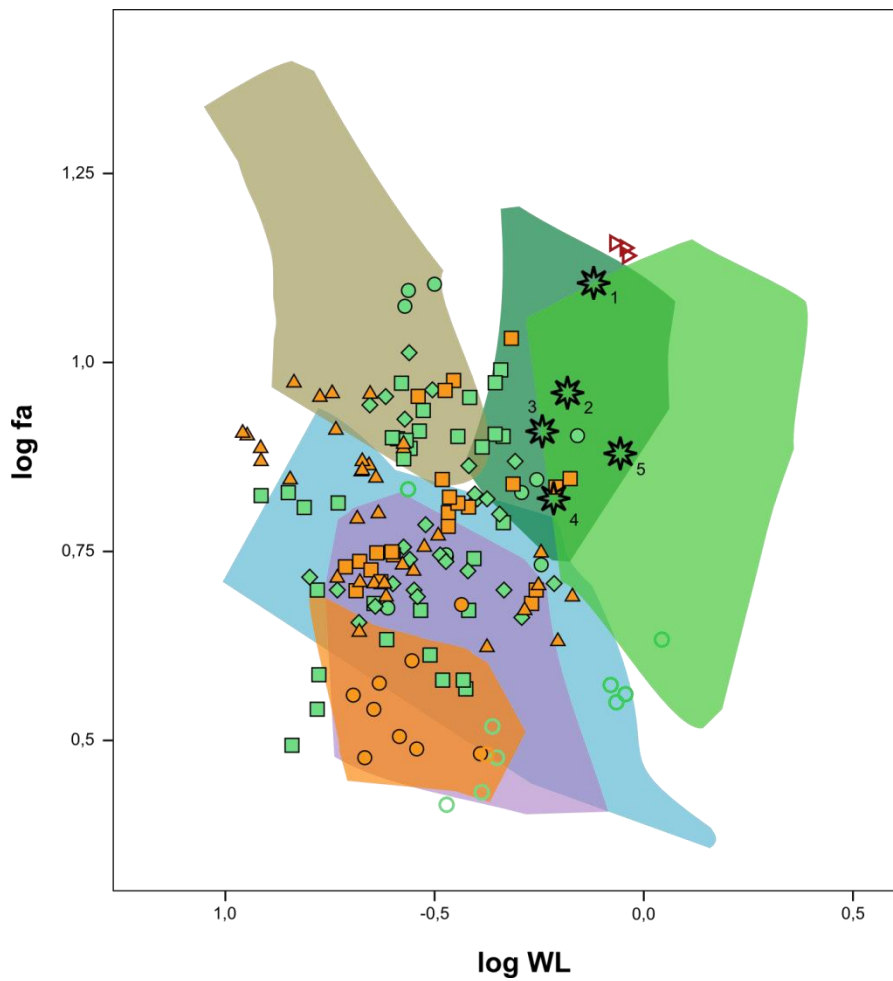


Figura 4.12. Diagramas de dispersión de los parámetros aerodinámicos respecto a la masa corporal (en logaritmo) de las aves voladoras modernas y de *Archaeopteryx*. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la masa (M). **(B)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la masa (M). **(C)** Diagrama de la frecuencia de aleteo (*fa*) frente a la masa (M). Colores y símbolos siguiendo la figura 4.10.

A



B



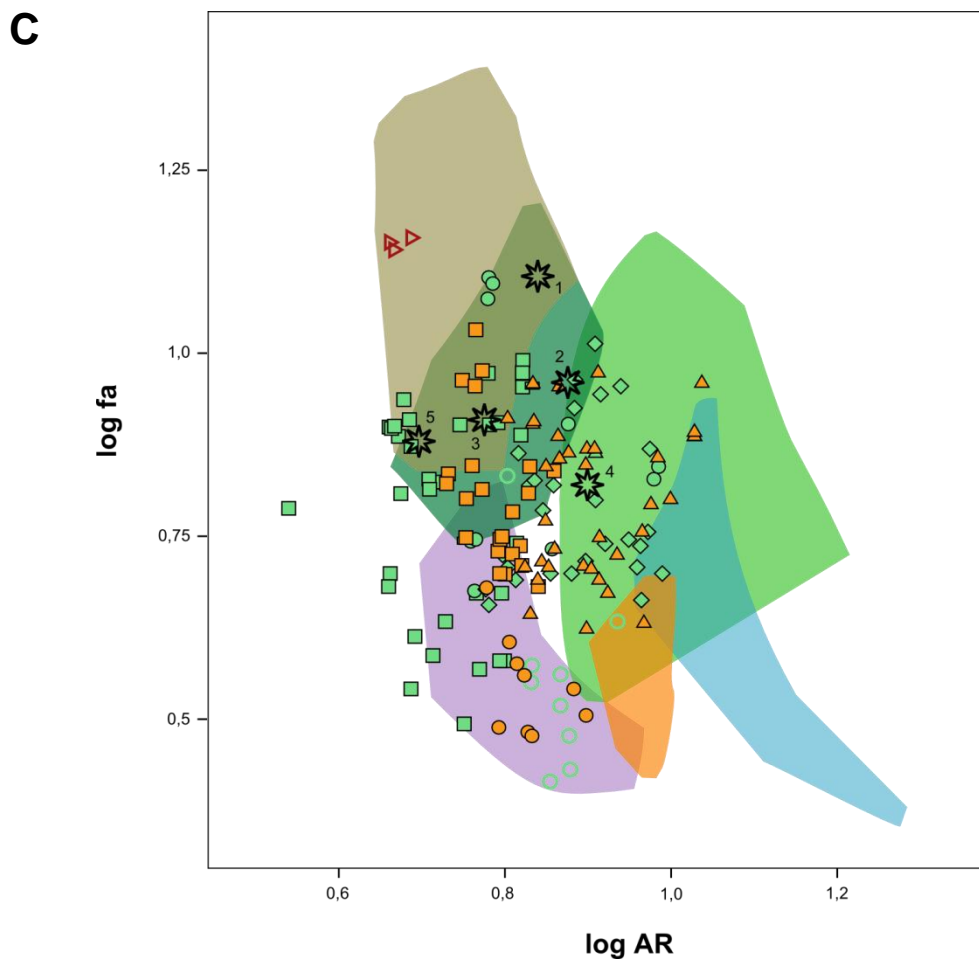


Figura 4.13. Diagramas de dispersión entre los tres parámetros aerodinámicos estudiados (tomados en logaritmos) para las aves voladoras modernas y para *Archaeopteryx*. (A) Diagrama de la carga alar (WL) frente al alargamiento (AR). (B) Diagrama de la carga alar (WL) frente a la frecuencia de aleteo (fa). (C) Diagrama del alargamiento (AR) frente a la frecuencia de aleteo (fa). Colores y símbolos según la figura 4.10.

6.2. Características aerodinámicas de Jeholornithidae

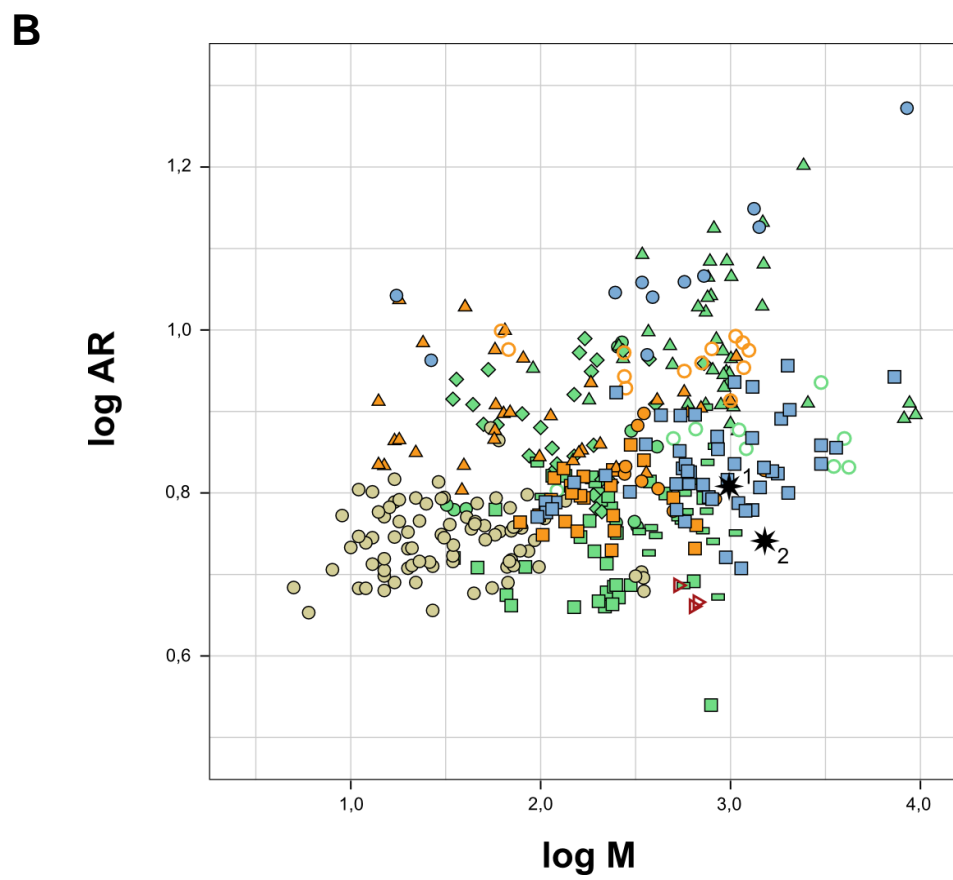
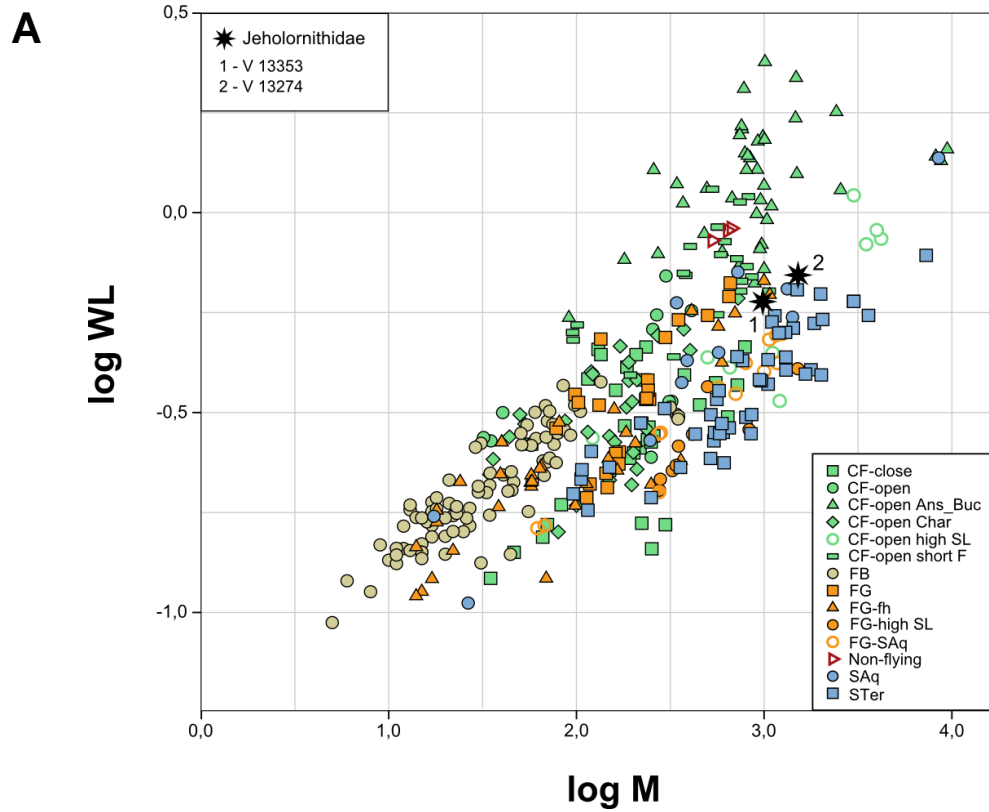
Las variables aerodinámicas básicas de los dos ejemplares de *Jeholornis* les otorgan unos valores de frecuencia de batido que los sitúan, respecto a neognatas de su misma masa corporal, en el rango inferior de fa de las aleteadoras tipo anseriformes y galliformes, y en el rango superior de las planeadoras continentales y de las aleteadoras-planeadoras tipo halcón (Fig. 4.14c). Sus valores también coinciden con la fa de las neognatas de estos mismos grupos, que tienen su misma WL (Fig. 4.15b). La cavidad glenoidea del hombro *Jeholornis* tenía una orientación más dorsal que la de *Archaeopteryx* (Zhou y Zhang 2003), por lo que la amplitud del movimiento de sus alas

no estaría tan limitada respecto a las aves modernas. El esternón de estas aves basales era relativamente pequeño (Zhou y Zhang 2003), indicando que sus músculos de vuelo estaban menos desarrollados que los de las neognatas. Entre las aves modernas, muchos galliformes y muchos rállidos tienen un esternón de menor superficie en comparación con otras neognatas de su tamaño (Fig. 4.16). Estas aves pasan la mayor parte de su tiempo en el suelo y generalmente realizan pocos vuelos y no muy prolongados (Bruun *et al.* 1990, Del Hoyo *et al.* 1992), lo que podría deberse a la baja potencia específica disponible desde su musculatura de vuelo en relación con su elevada carga alar. Los músculos de *Jeholornis* estaban previsiblemente menos desarrollados que los de los aleteadores poco voladores, pero su *fa* en relación a *WL* también es menor (Fig. 4.15b), lo que podría indicar un paralelismo en el comportamiento de vuelo de *Jeholornis* y los actuales miembros voladores del orden Galliformes y de la familia Rallidae.

La carga alar de *Jeholornis* no es especialmente alta respecto a su masa, sino que tiene una posición intermedia entre las neornitas planeadoras y las aleteadoras de su tamaño (Fig. 4.14a), lo que podría indicar que tenía una capacidad aceptable de controlar el vuelo a baja velocidad. Esta función pudo estar reforzada por la presencia del dedo alular en el borde de ataque del ala, lo que retrasaría eficientemente la entrada en pérdida del ave (ver Meseguer *et al.* 2008, 2012). También podría ser eficaz su cola larga, que le conferiría estabilidad al cuerpo durante el vuelo (Evangelista *et al.* 2013). Además, la relación entre la carga alar de *Jeholornis* y el alargamiento de sus alas también los asemejan a los aleteadores poco voladores y a determinadas palomas. En el caso del ejemplar juvenil (con menor *WL* y mayor *AR*), también con los planeadores continentales que tienen mayor carga (Fig. 4.15a). Hay que añadir que la anatomía esquelética posterior de *Jeholornis* presenta, al igual que *Archaeopteryx*, una condición plesiomórfica que indica unos hábitos corredores (Glen y Bennet 2007, O'Connor *et al.* 2011) más que arborícolas (Zhou y Zhang 2003).

Por tanto, aunando los resultados aerodinámicos obtenidos con la evidencia anatómica, parece que *Jeholornis* es un ave basal que probablemente pasaba la mayor parte de su tiempo forrajeando en el suelo y que, de manera similar a rállidos y gallináceas modernas, era capaz de llevar a cabo vuelos aleteados no excesivamente largos y a bajas velocidades, en los que podía tener un control aceptable. Ya que este ave basal se alimentaba de semillas (Zhou y Zhang 2002), su tipo de vuelo podría haberle ayudado a escapar de sus depredadores.

4. AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO



C

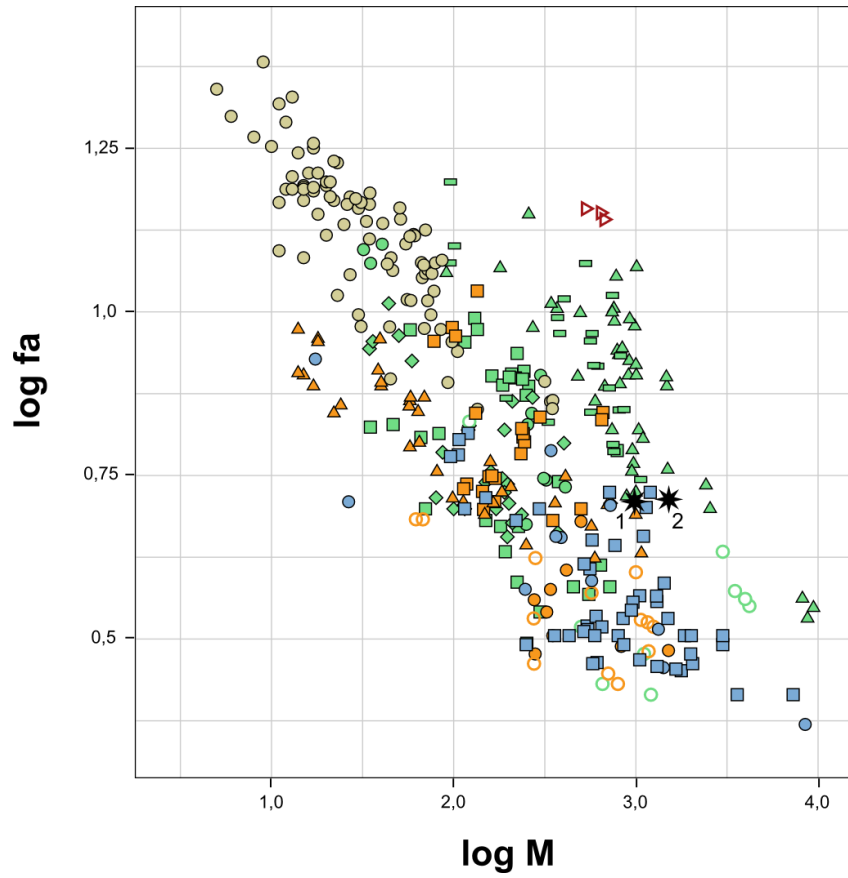
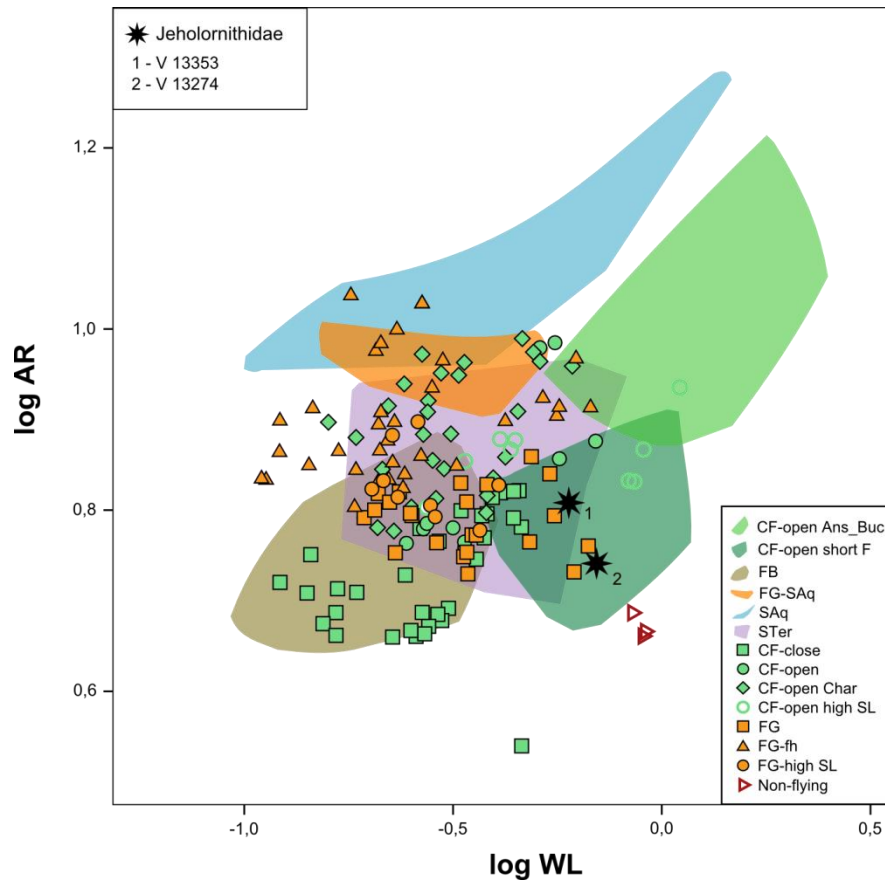
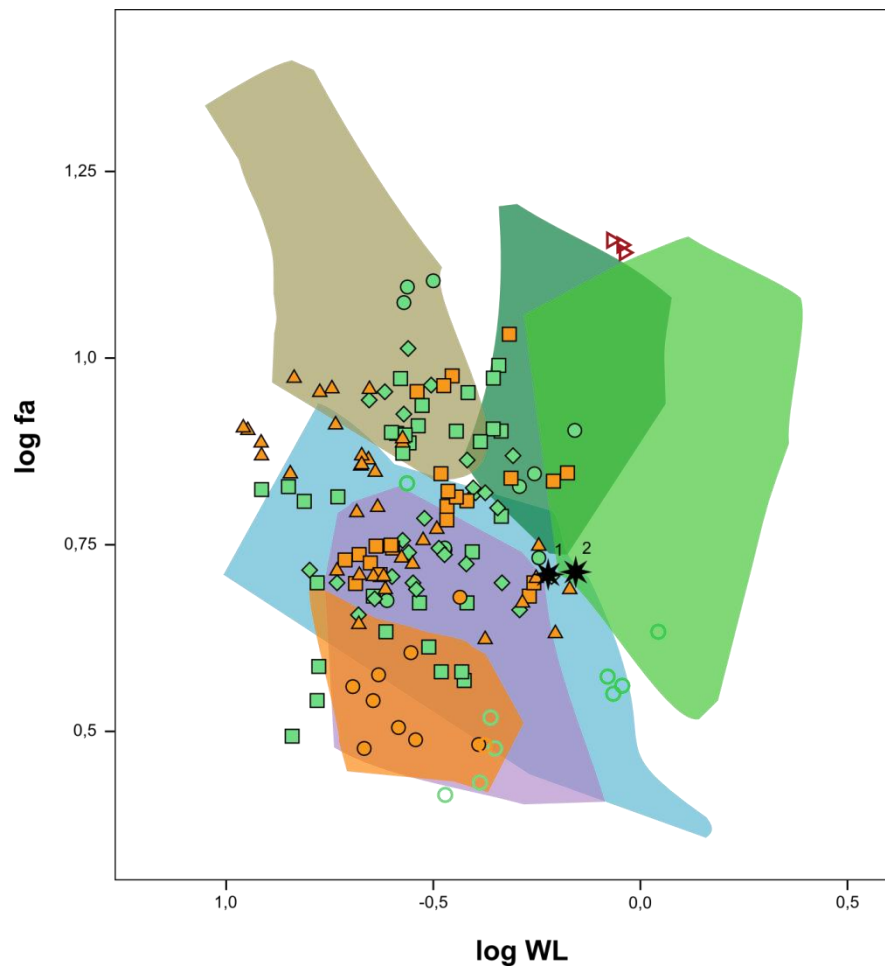


Figura 4.14. Diagramas de dispersión de los parámetros aerodinámicos respecto a la masa corporal (en logaritmo) de las aves voladoras modernas y de *Jeholornis*. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la masa (M). **(B)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la masa (M). **(C)** Diagrama de la frecuencia de aleteo (fa) frente a la masa (M). Colores y símbolos según la figura 4.10.

A



B



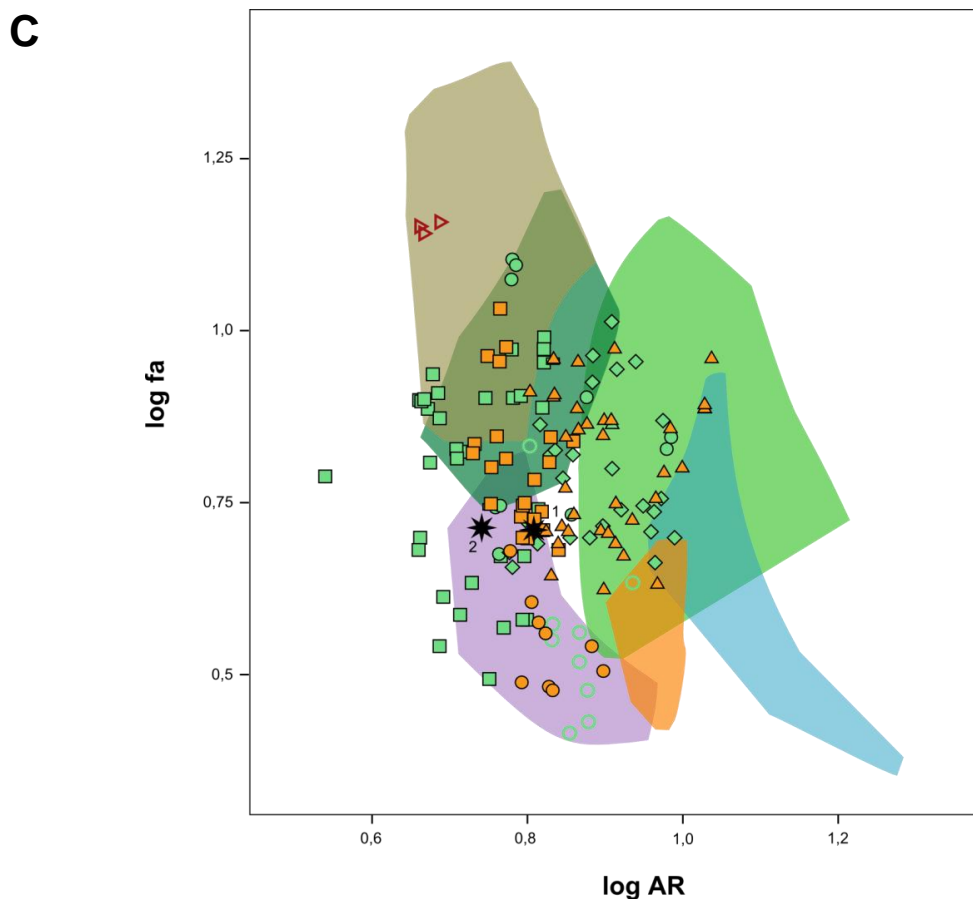


Figura 4.15. Diagramas de dispersión entre los tres parámetros aerodinámicos estudiados (tomados en logaritmos) para las aves voladoras modernas y para *Jeholornis*. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente al alargamiento (AR). **(B)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la frecuencia de aleteo (*fa*). **(C)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la frecuencia de aleteo (*fa*). Colores y símbolos según la figura 4.10.

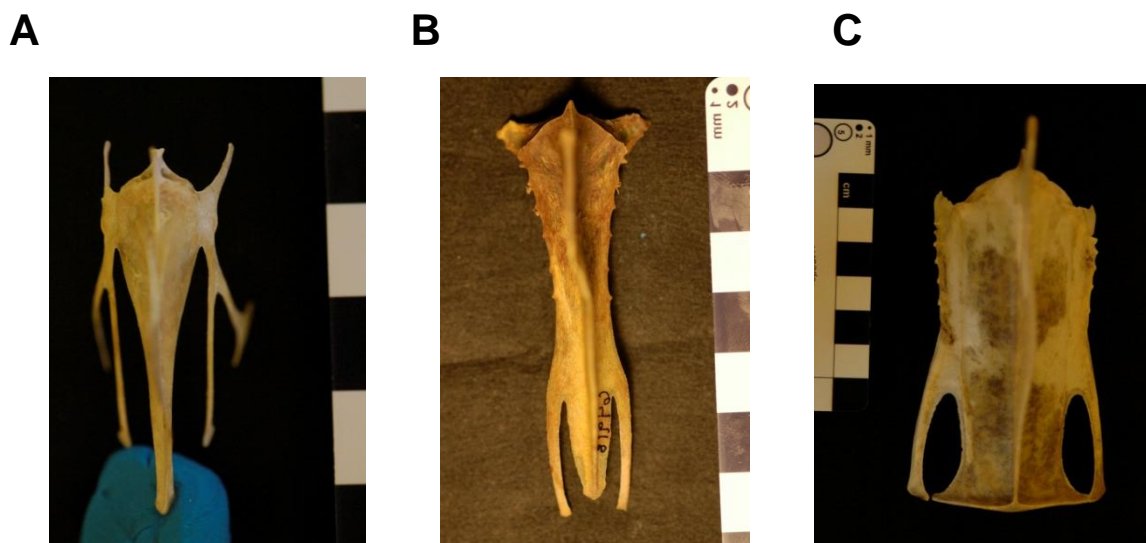


Figura 4.16. Esternón en vista dorsal de un miembro de Galliformes, *Coturnix coturnix* (A), de Rallidae, *Gallicrex cinerea* (B) y de Anseriformes, *Anas platyrhynchos* (C).

6.3. Características aerodinámicas de Confuciusornithidae

Al igual que *Archaeopteryx*, la frecuencia de aleteo calculada para los miembros de Confuciusornithidae es similar a la de las aleteadoras pesadas tipo galliformes y anseriformes de su mismo tamaño (Fig. 4.17c) y de su misma carga alar (Fig. 4.18b). El más pequeño y basal *Eoconfuciusornis*, tiene la *fa* más alta de este taxón, con valores muy similares a los del ejemplar más pequeño de *Archaeopteryx* (Eichstätt). *Confuciusornis* también presentan la cavidad glenoidea del hombro orientada lateralmente (Chiappe 1999, Senter 2006), aunque en *Eoconfuciusornis* esta característica no puede precisarse de forma adecuada (Zhang *et al.* 2008). Dicha orientación supone una limitación en la amplitud del movimiento del ala, requiriendo una mayor *fa*, tal como ocurría en el caso de *Archaeopteryx*. Aumentando sus valores de *fa*, los confuciusornítidos aún se situarían dentro del rango de voladores modernos, por tanto, sería factible aerodinámicamente que fueran capaces de un vuelo aleteado. A diferencia de *Archaeopteryx*, los *Confuciusornis* presentan un esternón bien desarrollado con una quilla incipiente (Chiappe 1999), indicando la presencia de una musculatura de vuelo importante que probablemente podría haber proporcionado la potencia específica suficiente para esta mayor frecuencia de aleteo. Además, la forma de su fúrcula es más parecida a la de las aves voladoras modernas (Close y Rayfield 2012). La ausencia de canal trióseo, indicando que el músculo supracoracoideo no actuaba como elevador del ala, así como la morfología del húmero (Fig. 4.19), con una epífisis proximal muy expandida y una cresta deltopectoral muy desarrollada (con un foramen en el centro) indicativa de una importante inserción muscular, parecen mostrar un sistema de vuelo independiente respecto a ornitotoracinos (Rayner 2001).

Los valores de *WL* relativos al tamaño son elevados, disponiéndose con las aleteadoras pesadas y con los *Archaeopteryx* (Fig. 4.17a), lo que indica que no podían haber volado a baja velocidad y que tendrían limitada capacidad de maniobra. Esta restricción podría ser contrarrestada por la inserción de una musculatura de vuelo (pectoral, supracoracoidea y deltoidea) relativamente desarrollada en la superficie de la epífisis proximal del húmero, que les permitiría controlar y estabilizar el vuelo (Rayner 2001). La baja amplitud de aleteo, debida a la limitación del hombro, y la alta velocidad de vuelo, debido a su elevada *WL*, les permitiría llevar a cabo la marcha de vuelo que

genera una estela de torbellinos ondulada y continua (i.e. *continuos vortex gait*; ver Cap. 1, ap.2.1).

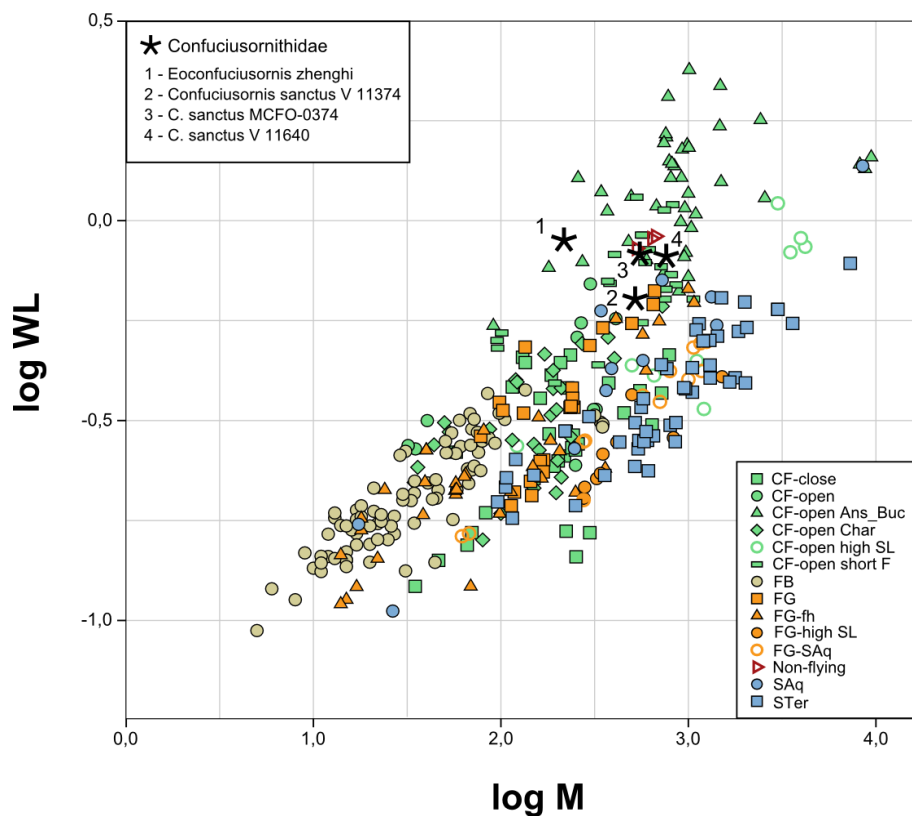
Eoconfuciusornis presenta el mayor valor de *AR*, que junto a su elevada *WL*, lo sitúan en el morfoespacio junto a los aleteadores tipo anseriformes y buceadores (Fig. 4.18a). El resto de ejemplares de *Confuciusornis* tienen un menor alargamiento, disponiéndose de nuevo con los aleteadores continuos menos voladores (galliformes y rálidos) y con *Archaeopteryx*.

En resumen, los resultados muestran que aerodinámicamente es posible que los Confuciusornithidae volaran mediante un aleteo continuo, a velocidades relativamente elevadas mediante *continuous vortex gait*. En comparación con las voladoras modernas, este resultado no es respaldado por algunos rasgos anatómicos como el poco grosor del raquis de las primarias (Nudds y Rayner 2010, 2011 contra Paul 2010, Zheng *et al.* 2010), o la ausencia de canal trióseo (ver Chiappe 1999). En cambio, otras evidencias anatómicas sí apoyan esa hipótesis. Así, el esternón y la epífisis proximal del húmero indican que la musculatura de vuelo estaba bien desarrollada en *Confuciusornis*. La estructura del hombro y las características de dicha epífisis del húmero parecen indicar una mecánica de aleteo diferente e independiente al resto de aves mesozoicas y modernas (Rayner 2001). La gran cantidad de músculos de vuelo insertados en el húmero y el corto coracoides indican una elevada capacidad de pronación y supinación (Rayner 2001), lo que unido a la función hipersustentadora que podía proporcionar el dedo I (ver Meseguer *et al.* 2008, 2012), les habrían permitido un buen control de vuelo y de frenado. La orientación de la cavidad glenoidea que impide la elevación completa del ala supone una importante limitación anatómica. El impedimento de levantar el ala por encima del dorso (Senter 2006) no permite despegar a velocidades lentas. Para volar mediante estela vorticial continua es preciso alcanzar una velocidad relativamente elevada (Rayner 2001). Se podría alcanzar quizás corriendo pendiente abajo o contra el viento, como hacen los albatros, en cuyo aleteo para arrancar no elevan excesivamente las alas (obs. pers.). Otra alternativa sería que sus garras les sirvieran para trepar a posiciones elevadas, como propuso Feduccia (1996), desde donde al tirarse, y gracias a su *WL*, alcanzarían la velocidad para aletear mediante *continuous vortex gait*. Sin embargo, dado que la región posterior del esqueleto no indica claramente esa capacidad arborícola (Bell y Chiappe 2011), sino que es indicativa de unos hábitos más corredores (Chiappe 1999, Glen y Bennet 2007), la opción de despegar a la carrera parece más

acorde con sus rasgos heredados. Aunque los resultados no permiten descartar ninguna de las dos opciones. En cualquier caso, parece que las características aerodinámicas y las evidencias anatómicas de estos miembros basales de *Pigostilya* no tienen un claro análogo ecológico actual.

En el caso concreto de *Eoconfuciusornis*, el esternón no está completamente osificado (lo que podría deberse a que es un juvenil) y la epífisis proximal del húmero no está tan expandida como en el caso de *Confuciusornis*, careciendo además del foramen típico del taxón (Zhang *et al.* 2008). Ello implica que aunque pudiese volar mediante *continuous vortex gait*, su capacidad de control sería previsiblemente más limitada, debido a que la musculatura implicada en la región proximal del ala parece ser notablemente menor que en el caso de los confuciusornítidos más modernos.

A



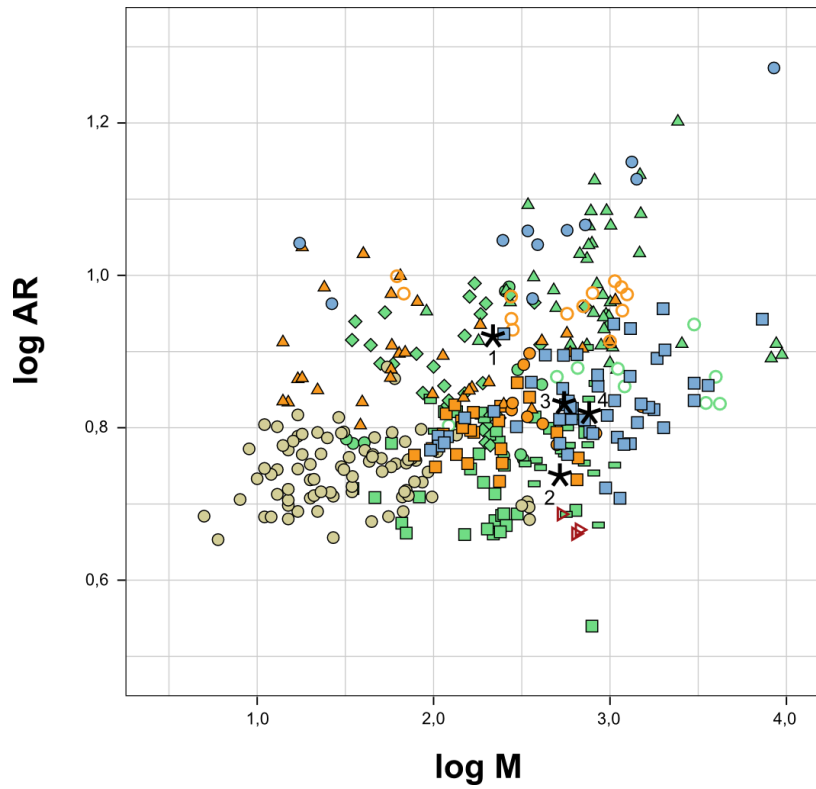
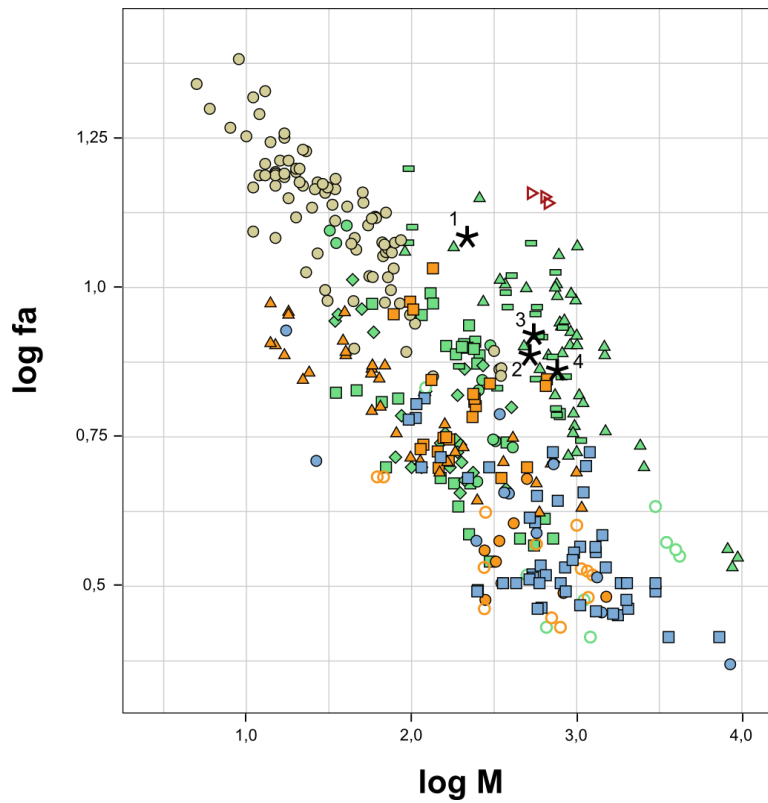
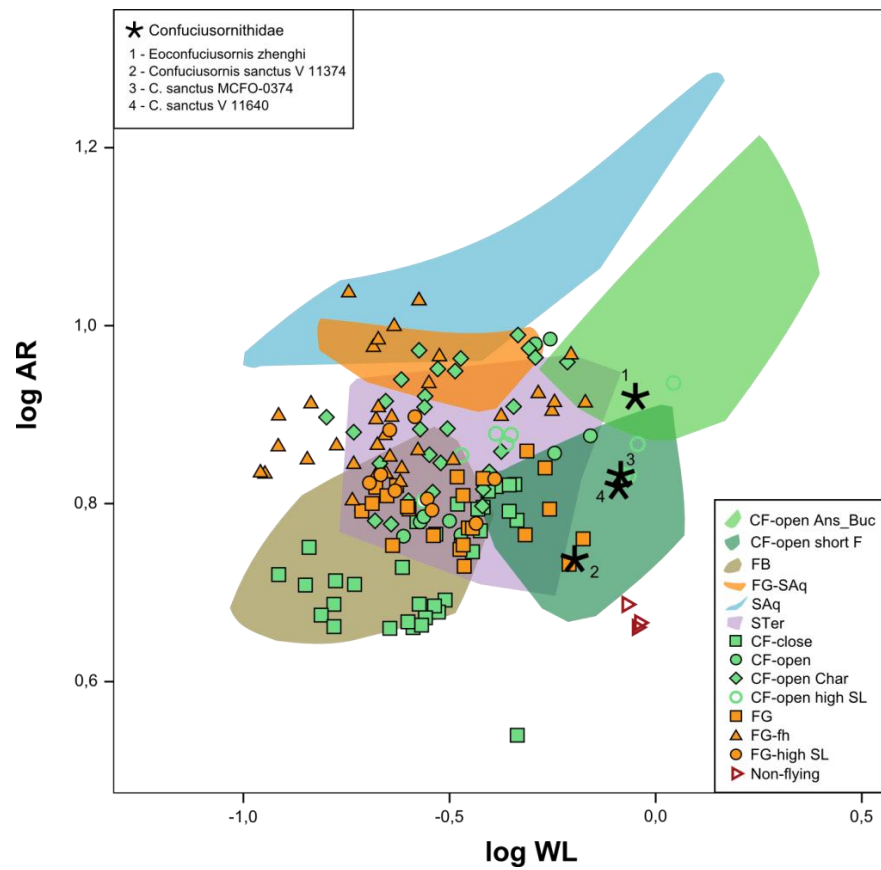
B**C**

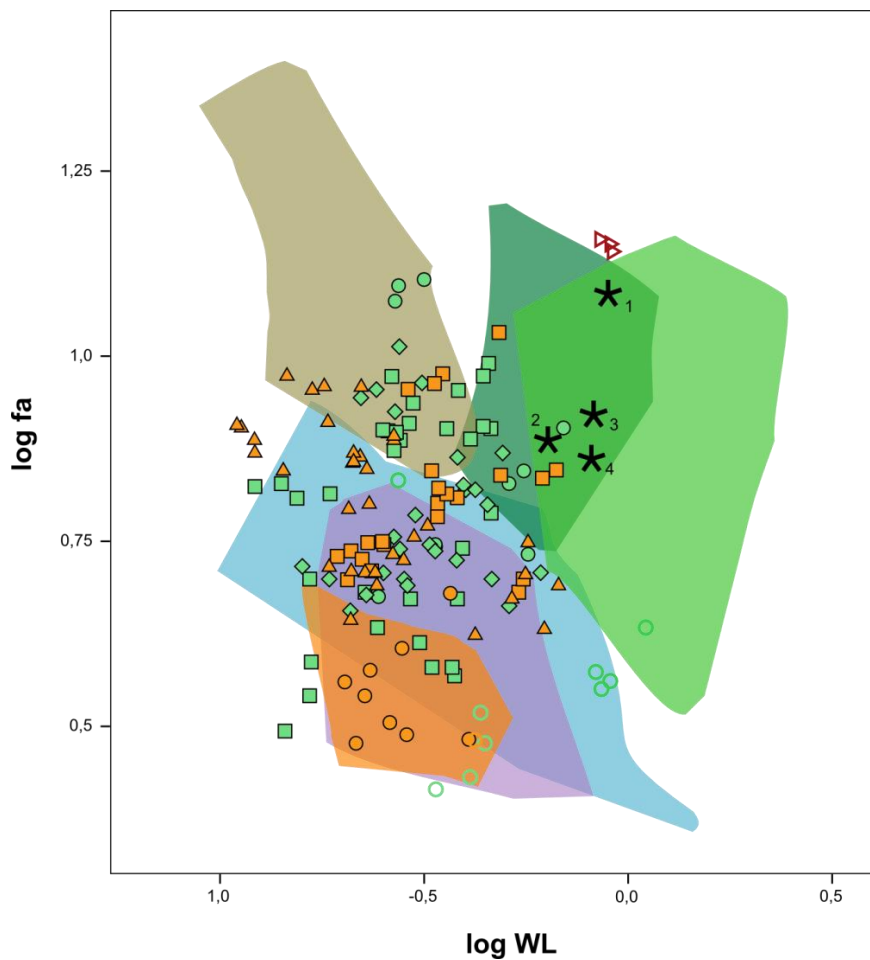
Figura 4.17. Diagramas de dispersión de los parámetros aerodinámicos respecto a la masa corporal (en logaritmo) de las aves voladoras modernas y de Confuciusornithidae. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la masa (M). **(B)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la masa (M). **(C)** Diagrama de la frecuencia de aleteo (fa) frente a la masa (M). Colores y símbolos según la figura 4.10.

4. AERODINÁMICA DE LAS AVES BASALES DEL MESOZOICO

A



B



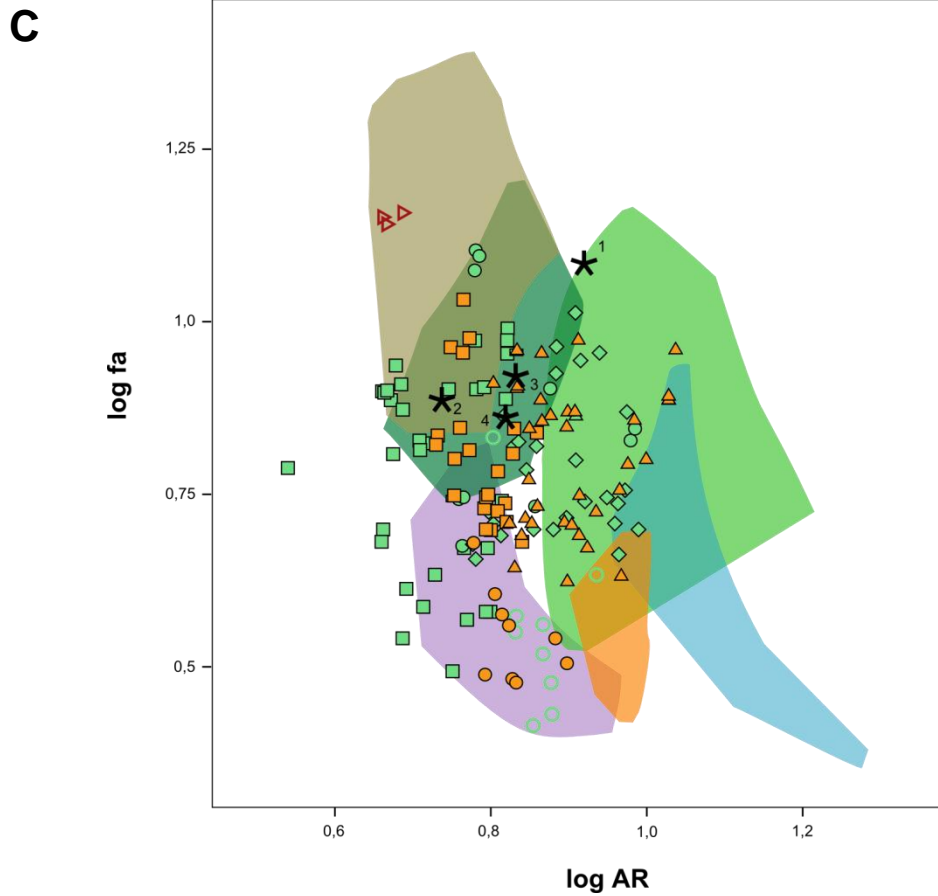


Figura 4.18. Diagramas de dispersión entre los tres parámetros aerodinámicos estudiados (tomados en logaritmos) para las aves voladoras modernas y para Confuciusornithidae. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente al alargamiento (AR). **(B)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la frecuencia de aleteo (fa). **(C)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la frecuencia de aleteo (fa). Colores y símbolos según la figura 4.10.



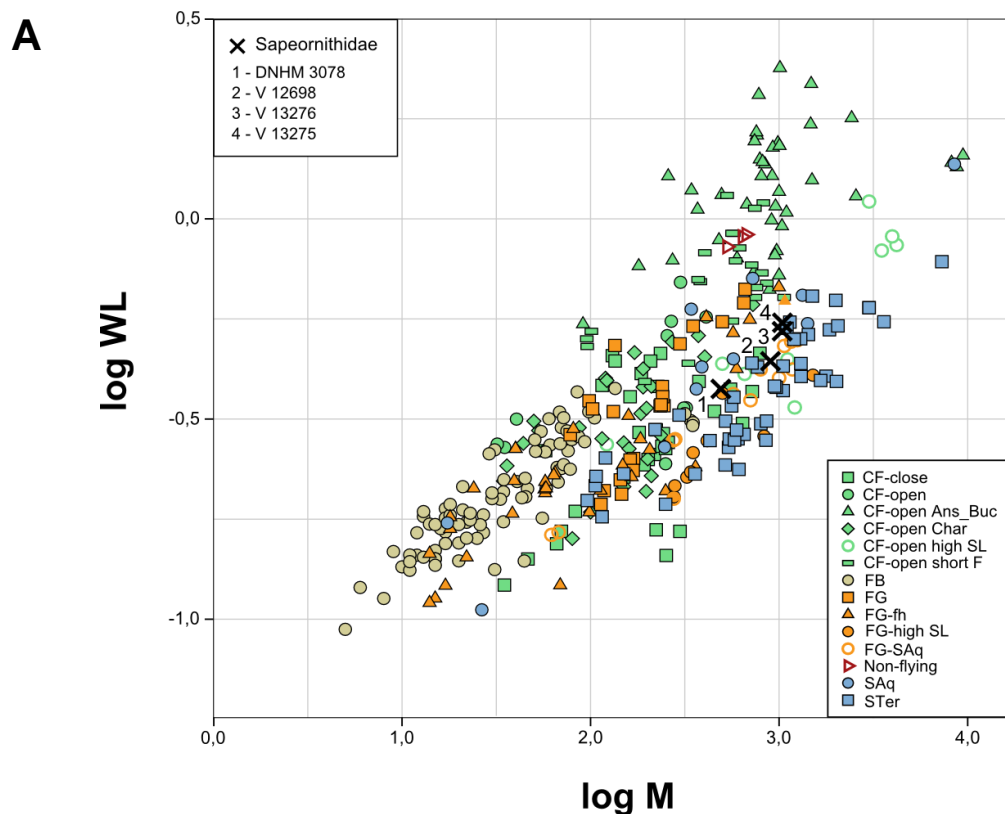
Figura 4.19. Detalle del miembro anterior derecho del fósil de *C. sanctus* depositado en el museo Cosmocaixa de Alcobendas, Madrid (MCFO-0374).

6.4. Características aerodinámicas de Sapeornithidae

Los trabajos publicados en la descripción de los fósiles de *Sapeornis* sugieren para este género una capacidad planeadora en base a que sus extremidades anteriores eran relativamente largas (ver Zhou y Zhang 2002, 2003, Gao *et al.* 2012). De estos trabajos, y otros, puede extraerse una serie de caracteres anatómicos que respaldan la predominancia del planeo en los sapeornítidos frente a una menor eficiencia mecánica para el aleteo, en comparación con las neognatas voladoras: (1) ningún espécimen conserva un esternón osificado, por lo que la musculatura de vuelo se originaba desde sus expandidos coracoides (O'Connor *et al.* 2011, Zheng *et al.* 2014); (2) la morfología de la fúrcula es similar a la de las aves planeadoras modernas (Close y Rayfield 2012); (3) el canal trióseo está ausente, por lo que la elevación del ala no la realizaba el músculo supracoracoideo, siendo probablemente más costosa; (4) la ausencia de convexidad medial en la cabeza del húmero indica una menor capacidad de rotación (ver Jenkins 1993); (5) la cresta bicipital es pequeña, la fosa neumotricipital está ausente y el olécranon de la ulna es corto, lo que indica que el complejo bíceps-húmero tríceps, encargado de la flexión-extensión del ala (Raikow 1985, Baumel 1996), estaba menos desarrollado; (6) el tubérculo ventral del húmero, donde se insertan músculos de rotación y retracción del ala (Baumel 1996), está poco desarrollado; (7) los epicóndilos de la epífisis distal del húmero, donde se insertan músculos para extender la muñeca (dorsal) y pronadores (ventral) (Baumel 1996), están ausentes o poco desarrollados. Además, el análisis de la morfología de varios elementos óseos combinados en un PCA también muestra semejanza con rapaces diurnas actuales (Bell y Chiappe 2011: Tabla 3), y sus garras pedales, a diferencia de la mayoría de taxones basales, no indican claramente unos hábitos corredores (Glen y Bennet 2007).

Los cuatro especímenes de *Sapeornis* estudiados en este trabajo, incluido el ejemplar juvenil, muestran una frecuencia de aleteo estimada relativamente baja, que los agrupa fundamentalmente con las neognatas de su tamaño y de su WL, que tienen capacidad de planeo (Fig. 4.20c, 4.21b), esto es, las planeadoras de corrientes térmicas (v.g. cigüeñas, rapaces diurnas incluidos los halcones) y las planeadoras oceánicas, tanto estrictas (v.g. albatros, pardelas), como facultativas (v.g. gaviotas, charranes). Los miembros de *Sapeornis*, a diferencia de *Archaeopteryx* y *Confuciusornis*, no tienen restringida la elevación del ala por la cavidad glenoidea. Su carga alar es baja en

relación a su masa (Fig. 4.20a), coincidiendo también con las aves bien capacitadas para el planeo, así como con aleteadoras de elevada S_L (v.g. garzas, grullas). Esto indica que los sapeornítidos eran capaces de volar a bajas velocidades. Por otra parte, la relación entre su alargamiento moderadamente alto y su carga alar, sigue agrupándolos con las planeadoras continentales, pero en este caso se separan de las planeadoras oceánicas, porque tienen un menor alargamiento (Fig. 4.21a). También coinciden en este morfoespacio con algunas aleteadoras continuas, como las de elevada S_L . Por tanto, la frecuencia de aleteo, la carga alar y el alargamiento estimados para los miembros de *Sapeornis*, unidos a las evidencias anatómicas mostradas arriba, indican que eran unas aves predominantemente planeadoras, con unas condiciones aerodinámicas muy similares a las de las aves modernas que habitualmente realizan planeos sobre corrientes ascendentes, como son las rapaces diurnas y las cigüeñas.



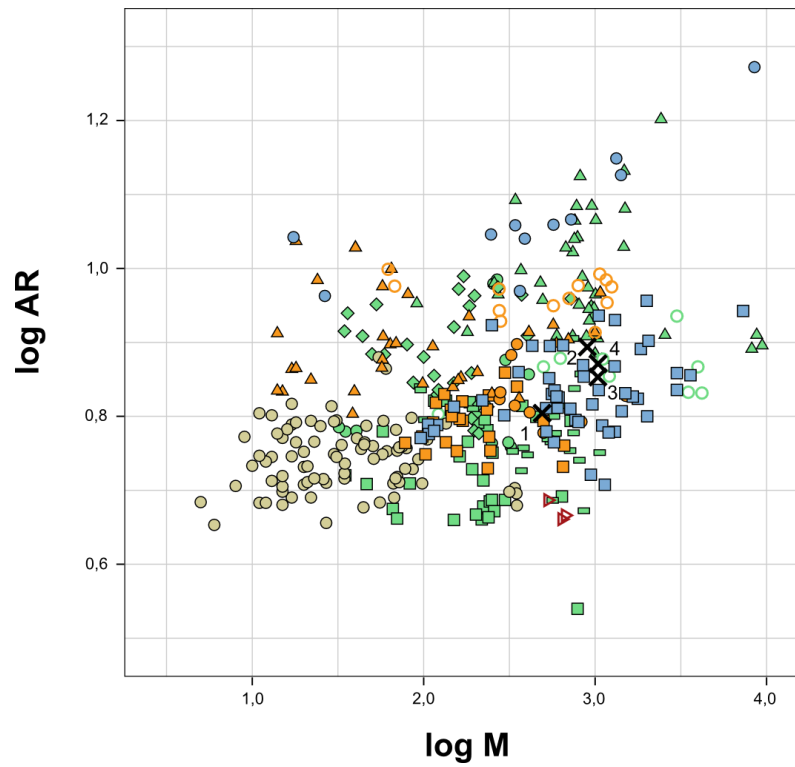
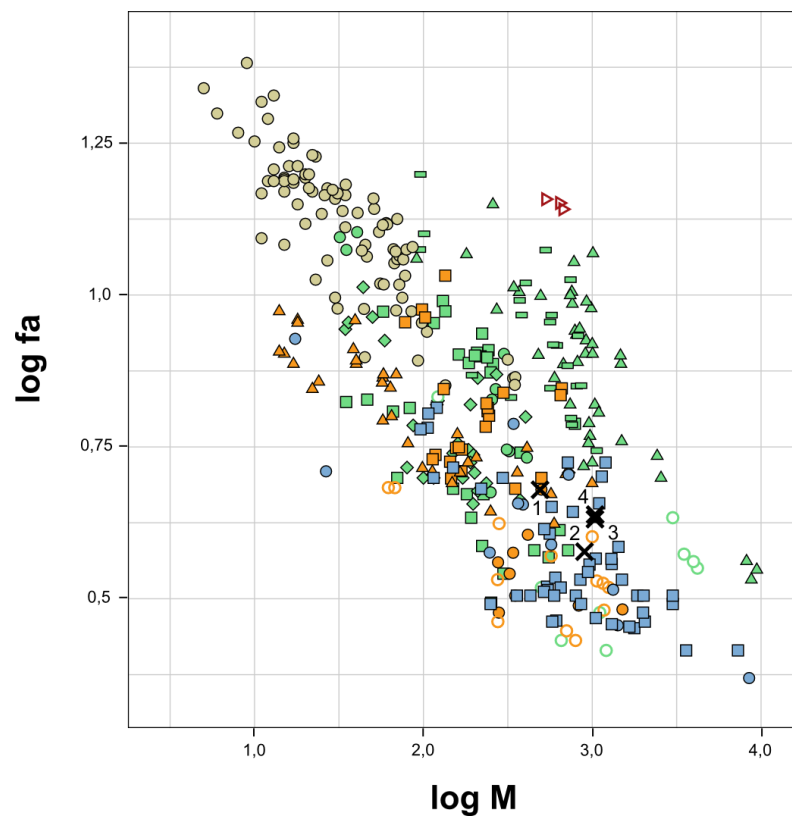
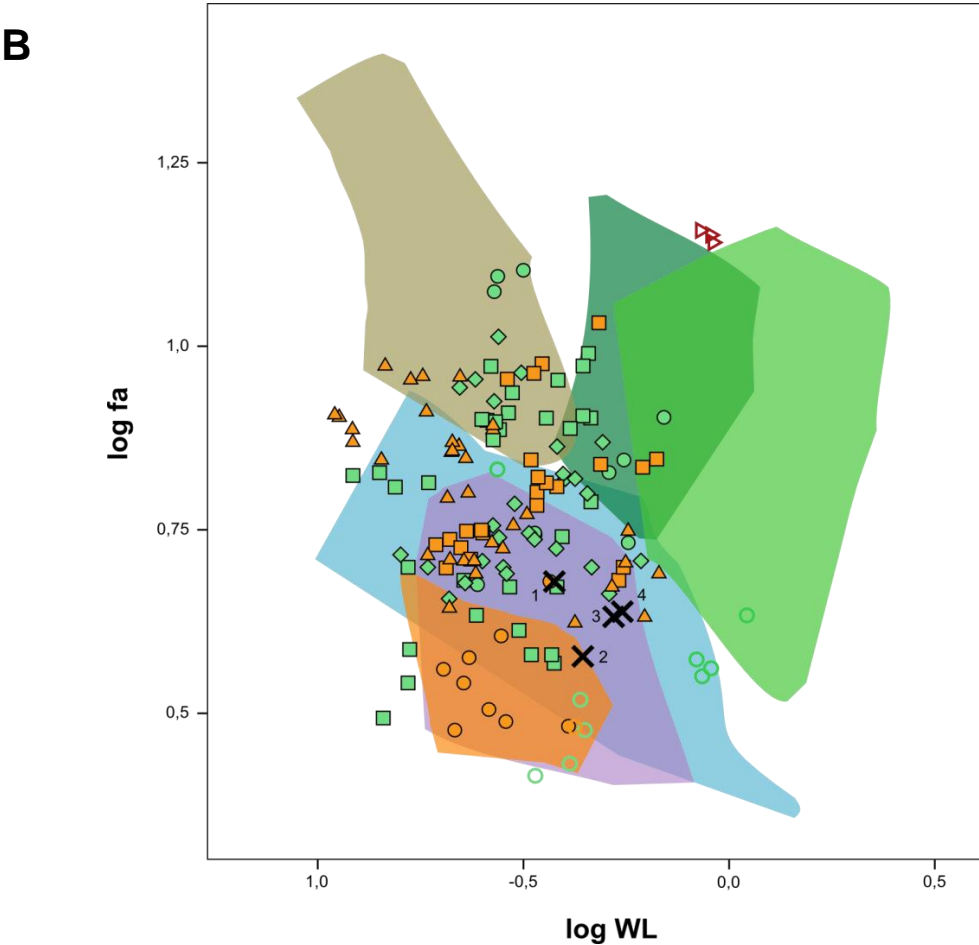
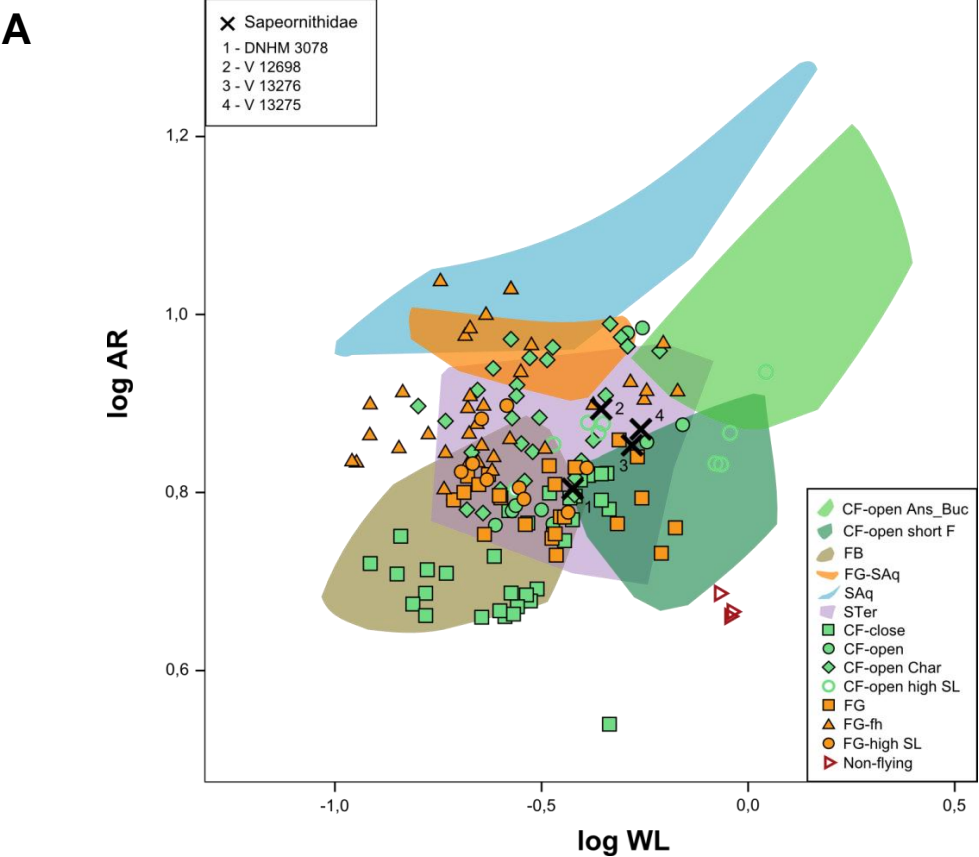
B**C**

Figura 4.20. Diagramas de dispersión de los parámetros aerodinámicos respecto a la masa corporal (en logaritmo) de las aves voladoras modernas y de *Sapeornis*. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la masa (M). **(B)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la masa (M). **(C)** Diagrama de la frecuencia de aleteo (fa) frente a la masa (M). Colores y símbolos según la figura 4.10.



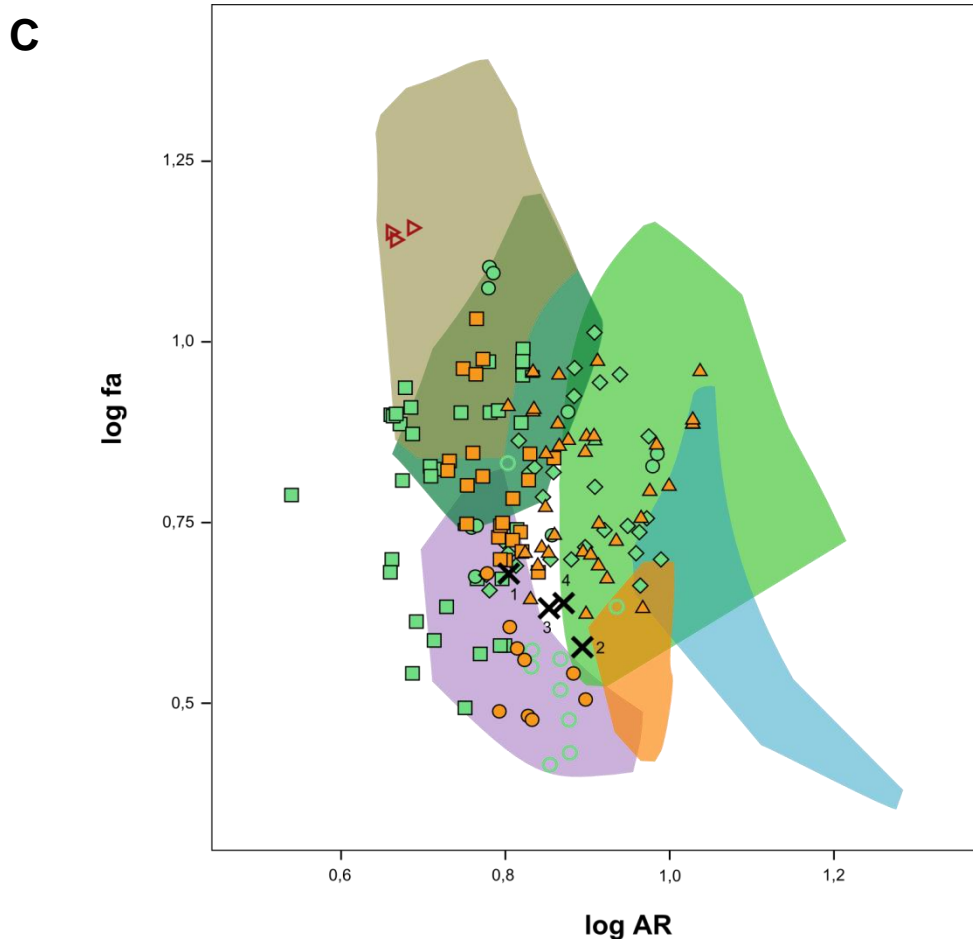


Figura 4.21. Diagramas de dispersión entre los tres parámetros aerodinámicos estudiados (tomados en logaritmos) para las aves voladoras modernas y para *Sapeornis*. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente al alargamiento (AR). **(B)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la frecuencia de aleteo (fa). **(C)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la frecuencia de aleteo (fa). Colores y símbolos según la figura 4.10.

6.5. Características aerodinámicas de Enantiornithes

En general, y a excepción de *Pengornis*, la frecuencia de aleteo calculada para las enantiornitas es elevada, en comparación con las neognatas de su misma carga alar (Fig. 4.23b). Esta fa coincide con las neognatas de vuelo ondulatorio y con las aleteadoras tipo anseriforme y galliforme de su misma masa corporal (Fig. 4.22c). Además presentan una WL mayor que las voladoras modernas de su tamaño (Fig. 4.22a) y un importante rango de variación en cuanto al alargamiento (Fig. 4.23a).

Las transformaciones anatómicas sufridas por los miembros más basales de Ornithothoraces (i.e. Enantiornithes + *stem-groups* de Ornithuromorpha) les confieren

un diseño corporal muy cercano al de las aves modernas, que les permitía probablemente una mecánica de vuelo similar: El tronco se acorta y aumenta su resistencia gracias a la reducción del número de vértebras torácicas y al aumento del número de vértebras anquilosadas en el sinsacro; el esternón es grande, con una pequeña quilla; la fúrcula más cerrada y con hipocleido, les permitiría mayor apoyo mecánico durante el batido alar (ver Goslow *et al.* 1990, Hui y Ellers 1999; contra Bailey y DeMont 1991); la articulación del hombro adquiere una configuración prácticamente moderna, en la que la escápula y el coracoides forman un ángulo agudo, y la unión se produce bajo el proceso acrocoracoideo, creando mayor ventaja mecánica para los músculos de vuelo (Feduccia 1999); la cabeza del húmero presenta ya el tubérculo ventral para la unión de músculos retractores y de rotación, y también presenta la *incisura capitis* y el surco transversal para el alojamiento de los ligamentos con el ala plegada (ver Baumel 1996); la mano también adquiere una configuración casi moderna en la que la fusión del carpal semilunar y los 3 metacarpos, da lugar a un verdadero carpometacarpo; el dedo I se reduce en tamaño y sobre él se desarrolla el álula, que permite un mayor control del vuelo a baja velocidad (Sanz *et al.* 1996, Álvarez *et al.* 2001, Meseguer y Sanz 2007).

La enantiornita más basal de la muestra, *Protopteryx*, tiene una *fa* estimada mayor que el resto de neognatas de su tamaño (Fig. 4.22c) y de su *WL* (Fig. 4.23b), exceptuando a las codornices (aleteadoras de vuelo corto) con las que coincide. La relación entre su *WL* y su *M* también las agrupa con codornices, mostrando que *Protopteryx* tenía mayor carga que el resto de enantiornitas y de voladoras modernas de su masa (Fig. 4.22a). Estas características aerodinámicas indican una velocidad relativamente elevada de vuelo y menor capacidad de control. Su alargamiento es el más elevado entre las enantiornitas estudiadas, y en relación con su *WL* (Fig. 4.23a), coincide con aleteadores continuos modernos con *AR* moderadamente alto (Charadriiformes, Anseriformes, buceadores) y con las rapaces diurnas planeadoras (incluyendo halcones). Su *fa* está por encima del resto de neognatas de similar *AR*, pero dentro del rango de las aleteadoras adaptadas al buceo (Fig. 4.23c).

Parece evidente que *Protopteryx* es un ave que volaba mediante un aleteo continuo de alta frecuencia. Sus rasgos anatómicos parecen mostrar que los músculos pectorales y supracoracoides estaban tan desarrollados como en las neognatas voladoras (Zhang y Zhou 2000). Además, la morfología de su fúrcula se asemeja a la de

las aves modernas que vuelan aleteando (Close y Rayfield 2012). La resistencia aerodinámica ahorrada por sus alas cortas y alargadas habría permitido a *Protopteryx* tener un vuelo poco costoso, a pesar de su elevada carga alar, lo que puede traducirse en que era capaz de realizar vuelos prolongados. Su velocidad de vuelo sería elevada y su maniobrabilidad, en relación con las actuales, menor. Sin embargo, la presencia de un álula y de músculos modernos para controlar el ala, indican una capacidad de control y frenado eficientes.

Los ejemplares de *Longchengornis* y *Eoenantiornis* coinciden en todo con *Protopteryx*, excepto en que tienen un *AR* notablemente menor (Figs. 4.22, 4.23). Esta característica los hace coincidir plenamente con los rasgos aerodinámicos de las aleteadoras poco voladoras, en concreto con las codornices. Su bajo *AR* y su elevada *WL* daría lugar a que su vuelo de aleteo continuo fuera energéticamente costoso. Por ello, es muy probable que, al igual que las codornices, *Longchengornis* y *Eoenantiornis* fueran enantiornitas que pasarían gran parte de su tiempo sin volar y no llevarían a cabo vuelos excesivamente prolongados –hay que mencionar que las codornices realizan vuelos migratorios, pero siempre lo hacen en bandadas (Bruun *et al.* 1990, Del Hoyo *et al.* 1992), lo que les permite ahorrar energía (Andersson y Wallander 2004)–. Además, tendrían una maniobrabilidad relativamente baja (dentro de Ornithothoraces), aunque la presencia de álula en *Eoenantiornis* ayudaría en el control del vuelo.

Por otra parte, *Pengornis* presenta la frecuencia de aleteo menor entre las enantiornitas, como corresponde a su mayor tamaño. Comparado con neognatas de su misma masa, coincide con el rango inferior de *fa* de las aleteadoras tipo galliformes y con el rango superior de las tipo Charadriiformes, además de solapar con las aleteadoras planeadoras tipo paloma (Fig. 4.22c). También coincide con los miembros de estos grupos que tienen su misma *WL*, así como las aleteadoras de ambientes más cerrados (Fig. 4.23b). Dicha carga alar coincide con aleteadores de ambiente cerrado, aleteadores de alta *S_L* y aleteadores tipo Charadriiformes, incluso con planeadores oceánicos de su misma masa (Fig. 4.22a). Estos rasgos previsiblemente les permitiría realizar vuelos a baja velocidad y maniobrar con relativa facilidad. El bajo alargamiento de sus alas lo colocan por debajo de todas las neognatas de su *WL* excepto las que vuelan mediante aleteo continuo en ambientes cerrados y las poco voladoras (Fig. 4.23a).

Los resultados muestran que *Pengornis* tenía unas características aerodinámicas que le permitían volar mediante un aleteo continuo. Su baja *WL*, en relación a su masa y

su bajo *AR*, le permitirían una relativamente buena capacidad de maniobra. Ya que coinciden con los aleteadores de ambientes cerrados en todos los aspectos aerodinámicos, parece que la opción más plausible es que *Pengornis* fuera un ave que volaba aleteando sus alas, con una buena capacidad de maniobra para, posiblemente, moverse por ambientes arbolados. Esto es respaldado por la semejanza morfológica de sus extremidades con las de aleteadores de ambientes arborícolas, como las cacatuas (Bell y Chiappe 2011). No obstante, hay que añadir que su fúrcula se asemeja más a la de planeadores que a la de los aleteadores modernos (Close y Rayfield 2012).

Las siguientes enantiornitas de mayor tamaño, *Longipteryx* y *Otogornis*, tienen una *fa* elevada en la que coinciden con el rango de aleteadoras poco voladoras, aleteadoras buceadoras, aleteadoras de ambientes cerrados y columbiformes de su misma *WL* (Fig. 4.23b). La *WL* de estos dos géneros está por encima de la mayoría de neognatas de su tamaño (Fig. 4.22a), estando dentro del rango de los aleteadores de vuelos cortos, y ligeramente por encima de los de ambientes cerrados, limícolas y palomas. Dicha *WL* y su *AR* moderadamente bajo los agrupan con palomas y aleteadores tipo galliformes (Fig. 4.23a). En general, coinciden con una especie de paloma arborícola (gén. *Ptilinopus*) y con un galliforme pequeño (codorniz).

Por lo tanto, ya que las palomas también vuelan mediante aleteo continuo durante largas distancias (Bruderer *et al.* 2011), se puede considerar que *Longipteryx* y *Otogornis* son dos especies de enantiornitas que se desplazaban en el aire mediante un batido continuado de sus alas. Esto también es apoyado, en el caso de *Longipteryx*, por la morfología de su fúrcula (Close y Rayfield 2012). Es posible que tuvieran una capacidad de maniobra aceptable, ya que su bajo alargamiento compensaría su relativamente elevada *WL*. Además, debido a que las extremidades de *Longipteryx* indican hábitos muy arborícolas (Zhou y Zhang 2001-Yanornis-Yixianornis, Bell y Chiappe 2011), es probable que esta enantiornita fuera un análogo ecológico de las pequeñas palomas arborícolas (v.g. gén. *Ptilinopus*). Lamentablemente, la ausencia de esqueleto posterior conservado en *Otogornis* impide una aproximación ecológica mayor.

Concornis, *Longirostravis*, *Eoalulavis*, *Eocathayornis* y *Cathayornis* tienen una *fa* elevada en relación a su *WL*, localizándose dentro del rango de las neognatas que tienen vuelo balístico, y ligeramente por encima de las aleteadoras de ambiente cerrados y de los limícolas (Fig. 4.23b). También coinciden con los martines pescadores (gen.

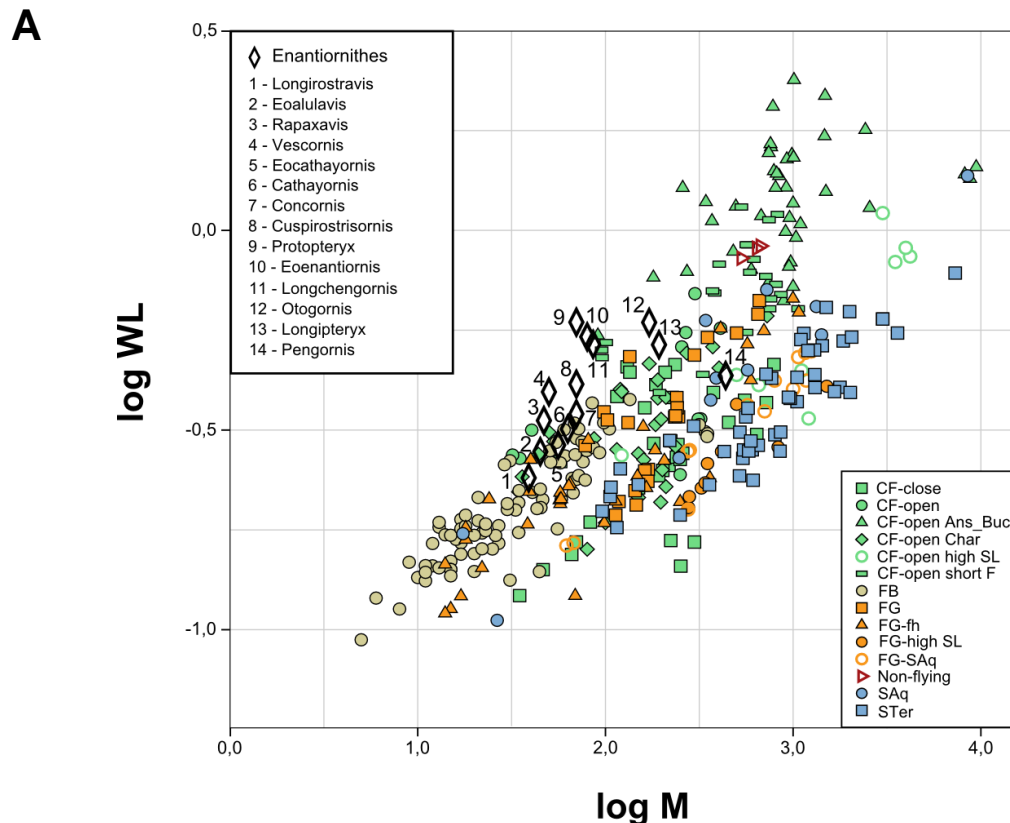
Alcedo) que son aleteadores continuos. Su *WL* permitiría a estas enantiornitas una capacidad de control y vuelo lento similar al de estos mismos grupos de neognatas de su misma masa, con las que coinciden (Fig. 4.22a). El alargamiento moderadamente bajo de *Concornis* y *Longirostravis*, y bajo de *Cathayornis*, los siguen manteniendo dentro del rango de las neognatas con vuelo ondulatorio y de las aleteadoras de ambientes arbolados, además de coincidir los dos primeros con los martines pescadores (Fig. 4.23a). La *fa* de estos tres ejemplares relativa a su *AR* está por encima de los aleteadores de ambientes cerrados, aunque *Longirostravis* está muy cerca de ellos (Fig. 4.23c). En resumen, las características aerodinámicas de *Concornis*, *Longirostravis* y *Cathayornis* les habrían permitido llevar a cabo un vuelo en el que se alterna una fase de aleteo con una fase balística, aunque no se puede descartar que *Concornis* (al igual que los martines pescadores) y *Longirostravis* (como aleteadores de ambientes cerrados) tuvieran un vuelo directo aleteado. Lo que si parece claro, a partir de su *WL* y de su anatomía, es que habrían tenido una capacidad de maniobra similar a los miembros de estos grupos. Además, *Cathayornis* habría llevado a cabo su vuelo balístico en ambientes arbolados, ya que sus extremidades muestran adaptaciones arborícolas (Bell y Chiappe 2011).

Por otro lado, *Eocathayornis* y *Eoalulavis* presentan unas alas muy poco alargadas, teniendo unos valores de *AR* que se encuentran ligeramente por debajo de las voladoras balísticas incluidas en la muestra (Fig. 4.23a). La cercanía del género *Centropus*, que es un *outlier* de los aleteadores de hábitat cerrados, indica que estas dos enantiornitas se sitúan dentro de este grupo de neognatas. Sin embargo la *fa* de *Eocathayornis* y *Eoalulavis* es notablemente mayor que la de estos aleteadores (Fig. 4.23c). Por tanto, a pesar de tener un *AR* menor, estas dos enantiornitas son aerodinámicamente más similares a las voladoras con fase balística que al resto de grupos. Obviamente, este resultado es menos concluyente que para los casos de *Concornis*, *Longirostravis* y *Cathayornis*.

Los especímenes de *Vescornis*, *Cuspirostrisornis* y *Rapaxavis* tienen una *fa* elevada en relación a su masa corporal (Fig. 4.22c) y a su *WL* (Fig. 4.23b). Esta *fa* es similar a la de las codornices y a la de algunos paseriformes, pero las tres enantiornitas presentan valores de *WL* intermedios a unos y otros. Respecto a su *M*, la carga alar está muy cerca (levemente por encima) de paseriformes, limícolas y martines pescadores (Fig. 4.22a), indicando una capacidad de maniobra y vuelo lento ligeramente menor.

Respecto a esos tres grupos de neognatas, *Vescornis* y *Cuspirostrisornis* tienen un alargamiento que coincide con el límite inferior de las aleteadoras continuas tipo limícola, y como se ha mencionado, una *WL* ligeramente mayor que los paseriformes de vuelo balístico (Fig. 4.23a). Ambos están muy cerca de los martines pescadores. Por tanto, desde las características aerodinámicas obtenidas, no puede discernirse si *Vescornis* y *Cuspirostrisornis* tendrían un vuelo balístico o un aleteo continuo. En el caso de *Vescornis*, su fúrcula se asemeja más a la de los aleteadores continuos que a los de vuelo balístico (Close y Rayfield 2012: Fig. 11) y sus extremidades indican un hábito de vida corredor (Glen y Bennett 2007, Bell y Chiappe 2011).

Por su parte, *Rapaxavis* presenta el valor más bajo de *AR* entre todas las aves mesozoicas de la muestra y de las neognatas, exceptuando al *outlier* ya mencionado *Centropus* (Fig. 4.23a). Este bajo *AR* le permitiría volar y maniobrar en ambientes arbolados. Los hábitos arborícolas de esta enantiornita son respaldados por su morfología pedal (Morschhauser *et al.* 2009). Sin embargo, ni los resultados de este estudio ni la forma de la fúrcula (Close y Rayfield 2012: Fig. 11) permiten determinar si tenía un vuelo aleteado continuo con una *fa* muy elevada, o bien, si tenía un vuelo balístico soportado por unas alas muy poco alargadas.



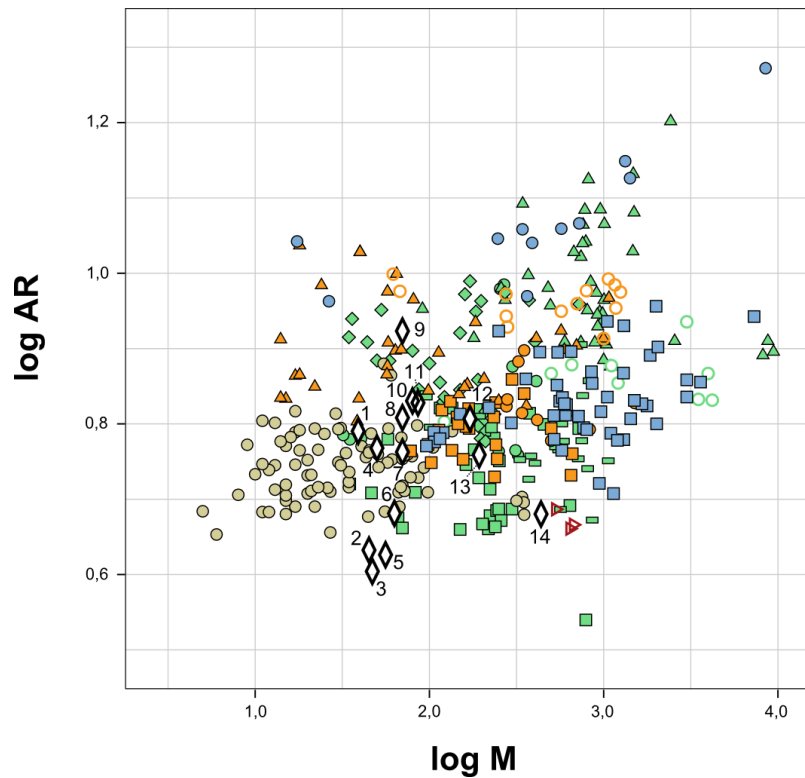
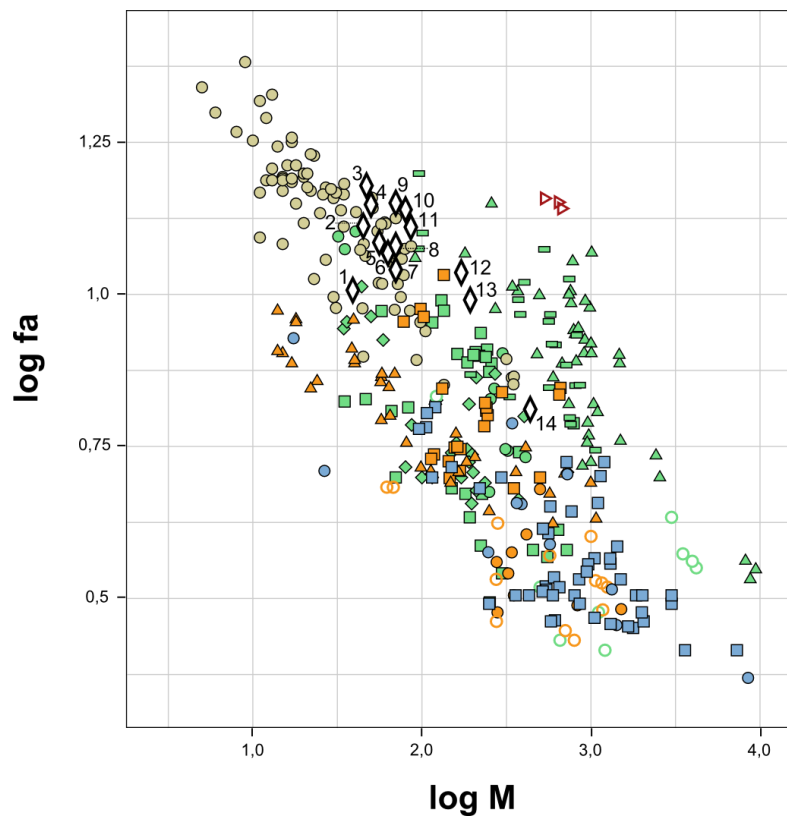
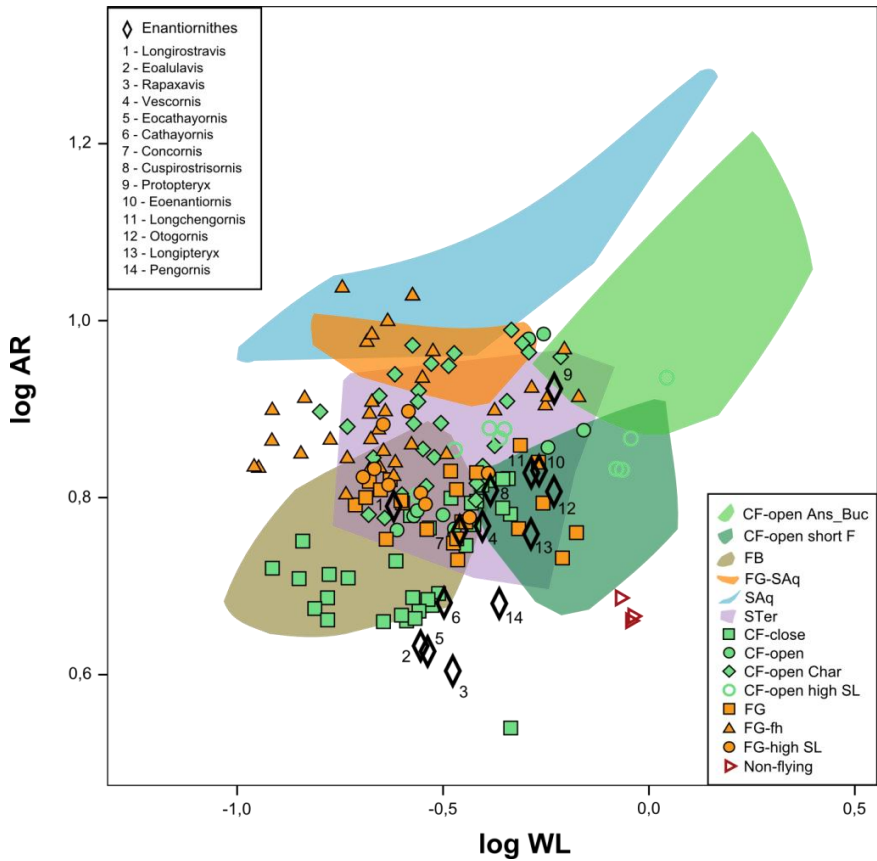
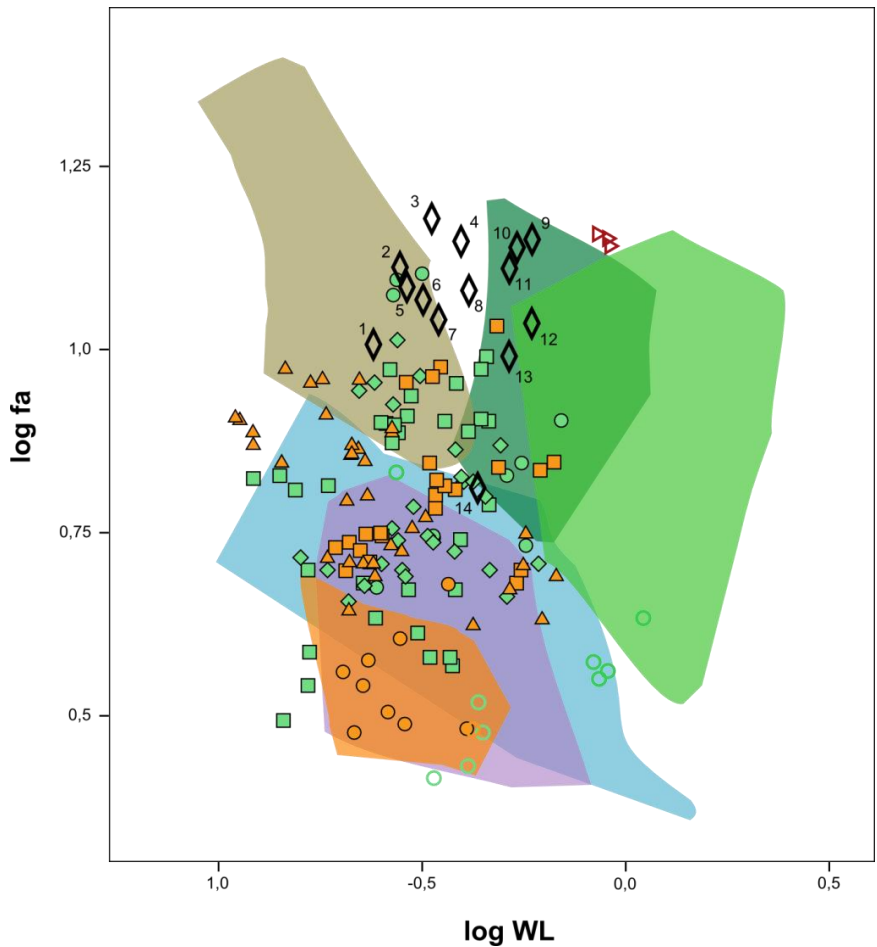
B**C**

Figura 4.22. Diagramas de dispersión de los parámetros aerodinámicos respecto a la masa corporal (en logaritmo) de las aves voladoras modernas y de las Enantiornithes. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la masa (M). **(B)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la masa (M). **(C)** Diagrama de la frecuencia de aleteo (fa) frente a la masa (M). Colores y símbolos según la figura 4.10.

A



B



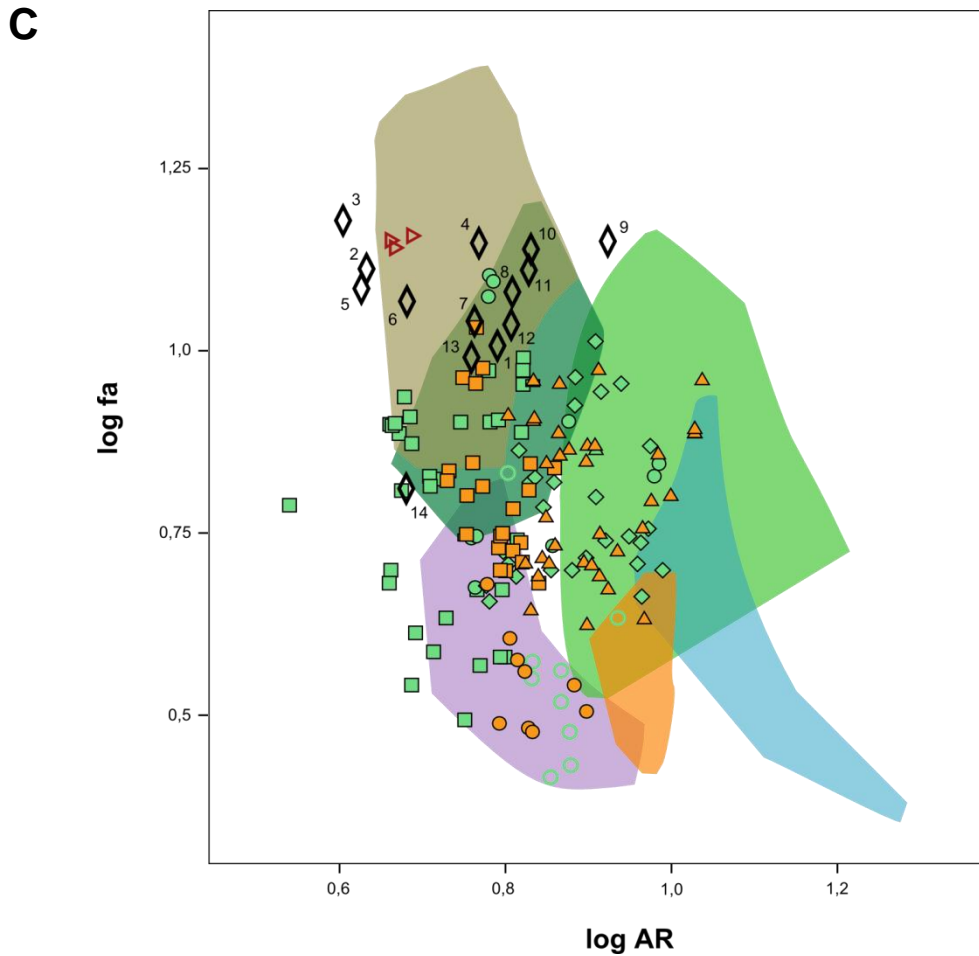


Figura 4.23. Diagramas de dispersión entre los tres parámetros aerodinámicos estudiados (tomados en logaritmos) para las aves voladoras modernas y para las Enantiornithes. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente al alargamiento (AR). **(B)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la frecuencia de aleteo (fa). **(C)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la frecuencia de aleteo (fa). Colores y símbolos según la figura 4.10.

6.6. Características aerodinámicas de Ornithuromorpha basales

El clado Ornithuromorpha contiene a las neornitas modernas como grupo más derivado, pero sus miembros más basales ya presentan una serie de rasgos anatómicos relacionados con la capacidad de vuelo que los diferencian de sus parientes más cercanos, las enantiornitas (Cap.1, ap.3; O'Connor *et al.* 2011). El tronco se compacta (mayor número de vértebras anquilosadas en el sinsacro; elementos pélvicos completamente fusionados) y el pigostilo se reduce. En la cintura torácica, el esternón presenta una quilla bien desarrollada, la fúrcula toma forma de U, el coracoides

desarrolla el proceso lateral (aumentando la superficie de unión con el esternón) y la escápula adquiere una morfología curvada y apuntada distalmente. En el hombro, el coracoides desarrolla el proceso procoracoideo (por donde pasa el tendón supracoracoideo) y la cabeza del húmero adquiere su forma moderna, globosa y convexa craneocaudalmente.

El ornituromorfo más basal de la muestra, *Archaeorhynchus*, se caracteriza por tener una *fa* relativamente alta que coincide con los rangos de las aleteadoras poco voladoras y de las aleteadoras-planeadoras tipo paloma de su mismo tamaño (Fig. 4.24c) y de su misma *WL* (Fig. 4.25b). Su capacidad de maniobra y vuelo lento sería similar a la de estos grupos, como indica su *WL* relativa a su *M* (Fig. 4.24a), cuyos valores también se disponen levemente por encima de otros aleteadores como los limícolas y los de ambientes cerrados. Su *AR* moderado y su *WL* moderadamente elevada lo agrupan dentro de los aleteadores poco voladores y de los aleteadores planeadores tipo palomas, y solapan marginalmente con los planeadores continentales (Fig. 4.25a). Por tanto, *Archaeorhynchus* sería un ornithuromorfo del Cretácico Inferior que volaba mediante un vuelo aleteado continuo (o casi continuo) similar a una perdiz o a una paloma. La mayor similitud a uno o a otro es difícil de establecer en base a criterios anatómicos, ya que la morfología de las extremidades posteriores no permite inferir un hábito más corredor o más arborícola (Zhou y Zhang 2006).

Otros miembros de Ornithuromorpha como *Yanornis* y *Zhongjianornis* muestran una frecuencia de aleteo que coincide principalmente con los rangos de aleteadoras-planeadoras tipo columbiformes y aleteadoras tipo galliformes y anseriformes, de su misma masa (Fig. 4.24c) y carga alar (Fig. 4.25b). La *WL* respecto a la masa también coincide con dichos grupos modernos (Fig. 4.24a). En cuanto a los valores de *AR* respecto a los de *WL*, coinciden con los aleteadores poco voladores y con los aleteadores planeadores tipo palomas (Fig. 4.25a). Hay que mencionar que uno de los ejemplares de *Yanornis* solapa también con el límite superior de *WL* de los planeadores continentales. *Yanornis* y *Zhongjianornis* tienen unas características aerodinámicas parecidas a *Archaeorhynchus*, y al igual que este pariente basal, tendrían un vuelo aleteado continuo con una capacidad de vuelo lento y maniobra aceptable, semejante a galliformes, rálidos y palomas modernas principalmente. Atendiendo a la morfología de las extremidades posteriores, *Yanornis* tendría unos hábitos más corredores (Zhou y Zhang 2001), aunque esta hipótesis no parece

suficientemente evidenciada en el estudio de Chiappe y Bell (2011) donde *Yanornis* se sitúa en la zona de solapamiento entre las neognatas arborícolas y terrestres. Sin embargo, un espécimen descrito recientemente ha revelado que esta especie era piscívora (Zheng *et al.* 2014). De manera que es más probable que *Yanornis* fuese un análogo ecológico de los rálidos actuales (v.g. gén. *Gallicrex*). En cambio, *Zhongjianornis* muestra unos rasgos más arborícolas (Zhou y Zhang 2010) y, por tanto, podría haber sido un análogo ecológico de las palomas arborícolas modernas (v.g. gén. *Ptilinopus*).

Los parámetros aerodinámicos de *Yixianornis* coinciden con los mismos grupos de voladoras modernas que las dos especies anteriores, excepto con las aleteadoras-planeadoras tipo paloma (Fig. 4.24, 4.25). Esto se debe a que este ornituomorfo presenta una *fa* notablemente mayor y una *WL* también mayor para su tamaño, respecto a *Yanornis* y *Zhongjianornis*. Por tanto, *Yixianornis* habría tenido un vuelo más pesado que esas dos especies, muy similar al modo en que vuelan las neognatas aleteadoras continuas tipo galliformes.

Jianchangornis se dispone cerca de los ornituomorfos ya mencionados, pero con una *WL* y un *AR* ligeramente mayores, que le sitúan cerca de las aleteadoras continuas de alta *S_L*, además de con las aleteadoras poco voladoras (Fig. 4.25a). Pero su *fa* y su carga respecto a su masa lo separan de las primeras y lo agrupan con las segundas (Fig. 4.25b, 4.24a). Por tanto *Jianchangornis*, al igual que *Yanornis* y *Yixianornis*, tendría un aleteo continuo con una capacidad de maniobra y vuelo lento más parecido a las gallináceas y rálidos actuales, que pasan la mayor parte de su tiempo en tierra.

Los ornituomorfos más pequeños de la muestra, *Hongshanornis* y *Longicrusavis*, que además pertenecen al mismo taxón (Hongshanornithidae; O'Connor *et al.* 2010) tienen una frecuencia de aleteo similar a la de codornices y passeriformes, que son de su mismo tamaño (Fig. 4.24c). Sin embargo su *WL* coincide con las primeras y es mayor que la de las segundas (Fig. 4.25b). Esta *WL* también está por encima de las neognatas de su misma masa, solo coincidiendo con las codornices (Fig. 4.24a). En cuanto al alargamiento, *Longicrusavis* tiene el valor más bajo de los ornituomorfos, agrupándose con aleteadores tipo galliformes y planeadores continentales (Fig. 4.25a). Pero ya que su morfología clavicular es similar a la de las aleteadoras continuas (Close y Rayfield 2012) y ya que su elevada *WL* respecto a su masa difícilmente le permitiría

planear, lo más probable es que *Longicrusavis* tuviera un vuelo aleteado de alta frecuencia con poca capacidad para el vuelo lento, similar a las codornices. Al igual que para las galliformes y los rállidos modernos, el alto coste energético de sostener su vuelo con unas alas poco alargadas no le permitiría volar distancias largas. En cambio, *Hongshanornis* tiene un alargamiento más elevado (Fig. 4.25a), lo que le permitiría una mayor ventaja aerodinámica respecto a su especie hermana, a pesar de que la *fa* y la capacidad de vuelo lento serían las mismas. La presencia de álula (Zhou y Zhang 2005) ayudaría en el control del vuelo. Los resultados muestran que el tipo de vuelo de estas dos especies de Hongshanornithidae sería parecido al de las aleteadoras continuas que pasan la mayor parte de su tiempo sin volar, como son principalmente los galliformes y los rállidos. Teniendo en cuenta que han sido encontrados en depósitos que indican un hábitat lacustre cercano a la costa, y como sus extremidades posteriores indican preferentemente hábitos corredores frente a arborícolas (Zhou y Zhang 2005, O'Connor *et al.* 2010, Bell y Chiappe 2011), los miembros de este taxón podrían haber sido un análogo ecológico de galliformes o rállidos modernos de pequeño tamaño (v.g. *Porzana*).

Los dos especímenes de *Hongshanornis* tienen una *fa* estimada similar, pero el ejemplar referido por Chiappe *et al.* (2014) tiene unos valores de carga y de alargamiento sensiblemente menores. En dicho trabajo los autores asignaron tentativamente un vuelo continuo aleteado, donde podrían facultativamente cambiar a un vuelo balístico, como hacen algunas aves modernas. Sin embargo, la carga alar de *Hongshanornis* es mayor que la de todas las neognatas con vuelo ondulatorio estudiadas, que tienen su misma *fa* (Fig. 4.25b) y su misma masa corporal (Fig. 4.25a). Por tanto, los resultados indican un vuelo aleteado continuo, pero no respaldan que los especímenes de *Hongshanornis* fueran aerodinámicamente capaces de un vuelo balístico, al menos en el rango de neognatas analizadas en esta memoria..

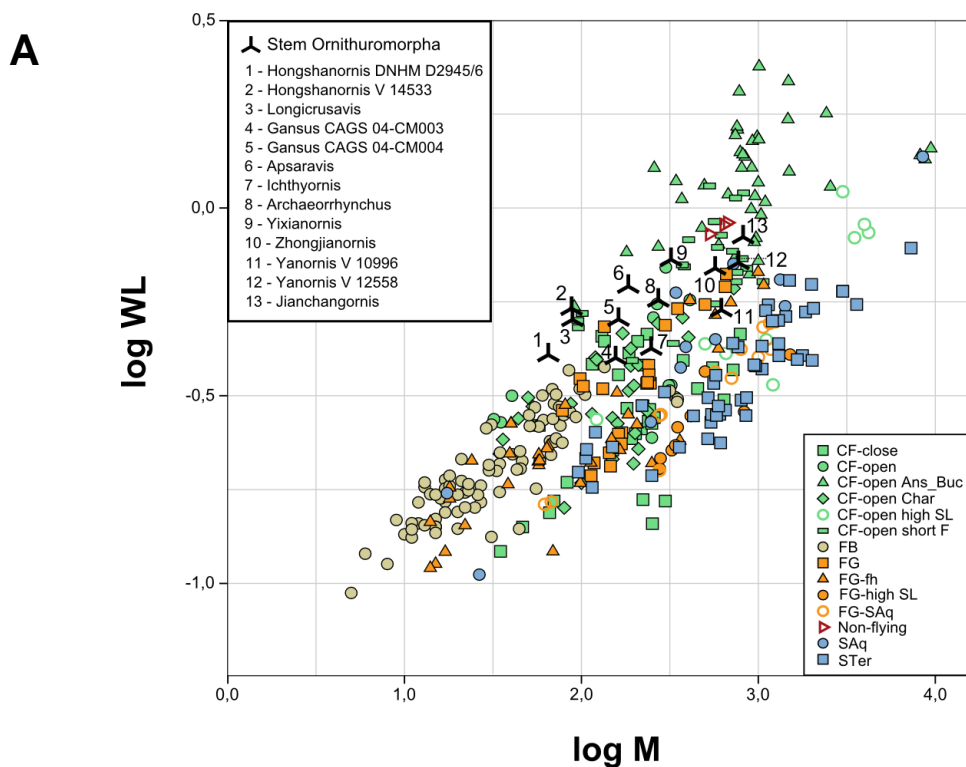
Por otro lado, los dos ejemplares analizados de *Gansus* tienen una frecuencia de aleteo que está incluida en el rango de varios grupos de vuelo modernos de su tamaño (Fig. 4.24c) y de su carga alar (Fig. 4.25b), como los aleteadores continuos de ambientes cerrados, los poco voladores, los tipo limícolas y los aleteadores-planeadores tipo paloma. La *WL* de *Gansus* respecto a su tamaño tiene unos valores intermedios que también coincidieron con estos mismos grupos de neognatas (Fig. 4.24a). En cambio el alargamiento relativamente elevado de los dos ejemplares de *Gansus* les proporcionaría

una ventaja aerodinámica importante durante el vuelo, que se ve reflejado en su agrupamiento con neognatas planeadoras terrestres, con aleteadoras-planeadoras que cazan en el aire, con aleteadoras continuas de alta S_L y con las aleteadoras tipo limícolas (Fig. 4.24a). Así, los rasgos aerodinámicos estudiados indican que *Gansus* tuvo un vuelo aleteado con buena capacidad de maniobra y una importante ventaja aerodinámica proporcionada por el AR de sus alas. Los sedimentos donde se han encontrado los fósiles de esta especie indican un hábitat asociado a masas de agua (You *et al.* 2006), lo que podría respaldar que se trata de un análogo ecológico de limícolas actuales de su tamaño (v.g. *Philomachus*), como ya postuló Hou (1984, 1997). Sin embargo, el estudio más detallado de su cintura pélvica y de sus extremidades posteriores parecen indicar una mayor especialización acuática, presentando incluso membranas interdigitales en los pies (You *et al.* 2006, Nudds *et al.* 2012). Este rasgo podría indicar que *Gansus* pudo tener un tipo de vida y unas capacidades natatorias similares a las gaviotas y a los charranes, pero no tendría su capacidad de planeo (el AR de este género cretácico es menor y la WL es mayor). Por otra parte, podría probablemente realizar un vuelo aleteado continuo como el de los limícolas modernos.

Apsaravis, un Ornithuromorpha del Cretácico Superior, presenta el mayor AR de las aves mesozoicas de la muestra, y junto con su WL , coincide o limita con los rangos de las planeadoras modernas (está en el límite entre las oceánicas y las continentales), de las aleteadoras que planean facultativamente (tipo gaviota y tipo halcón) y de las aleteadoras continuas de alto alargamiento, como son las de tipo limícola y las de tipo anseriformes+buceadores (Fig. 4.25a). Sin embargo, su elevada carga alar respecto a su masa (Fig. 4.24a) y su elevada frecuencia de aleteo (Fig. 4.25b) difícilmente permitirían un planeo eficiente. En cambio, sigue agrupándose con aleteadoras tipo anseriformes+buceadores, además de con otras aleteadoras pesadas como las de tipo galliformes+rállidos y las de tipo columbiformes. Su WL y su fa se encuentran ligeramente por debajo de las aleteadoras tipo anseriformes+buceadores y ligeramente por encima de las tipo limícola (Fig. 4.24a, Fig. 4.25c). *Apsaravis*, por tanto, tendría un vuelo aleteado continuo de alta frecuencia, en el que su elevado alargamiento le permitiría una gran ventaja aerodinámica, pudiendo llevar a cabo largos desplazamientos. Sin embargo, este AR , unido a su elevada WL , sería un impedimento para un buen control en el vuelo a baja velocidad. *Apsaravis* sería un ave que viviría en ambientes semiáridos (Clarke y Norell 2002) cuya forma de volar sería la de un pato o

buceador de su tamaño (v.g. *Tachybaptus*) con menos carga, o la de un limícola de su tamaño (v.g. *Tringa*) más cargado.

Por último, el fósil de *Ichthyornis*, la especie de la muestra más emparentado con las aves modernas, coincide en sus parámetros aerodinámicos con los ejemplares de *Gansus* y con los mismos grupos de vuelo modernos que ellos (Fig. 4.24, 4.25). Los restos de todos los fósiles conocidos de *Ichthyornis* proceden de un yacimiento que indica un ambiente marino (Clarke 2004). Aunque podría pensarse que su *AR* pudo permitirle un planeo dinámico similar al de las gaviotas actuales, su elevada *fa* (Fig. 4.24c, 4.25b) y su moderadamente alta *WL* para su tamaño (Fig. 4.24a), refutan esta hipótesis. Por tanto, *Ichthyornis*, al igual que *Gansus*, tenía probablemente un vuelo aleteado continuo de alta frecuencia y de alta eficiencia aerodinámica, que le permitiría realizar vuelos prolongados, con una buena capacidad de maniobra en vuelo lento. De esta forma, pudo constituir un análogo ecológico de limícolas moderno de su tamaño asociados a ambientes marinos (v.g. *Haematopus*). Aunque hay que mencionar que el análisis morfológico de sus extremidades indicó que pudo ser un nadador de superficie (Hinic-Frlog y Motani 2010). Dado que las gaviotas son capaces de volar aleteando y planear facultativamente, no se puede descartar que *Gansus* e *Ichthyornis* tuvieran también cierta capacidad para planear, pero en cualquier caso sería en menor grado que las gaviotas actuales.



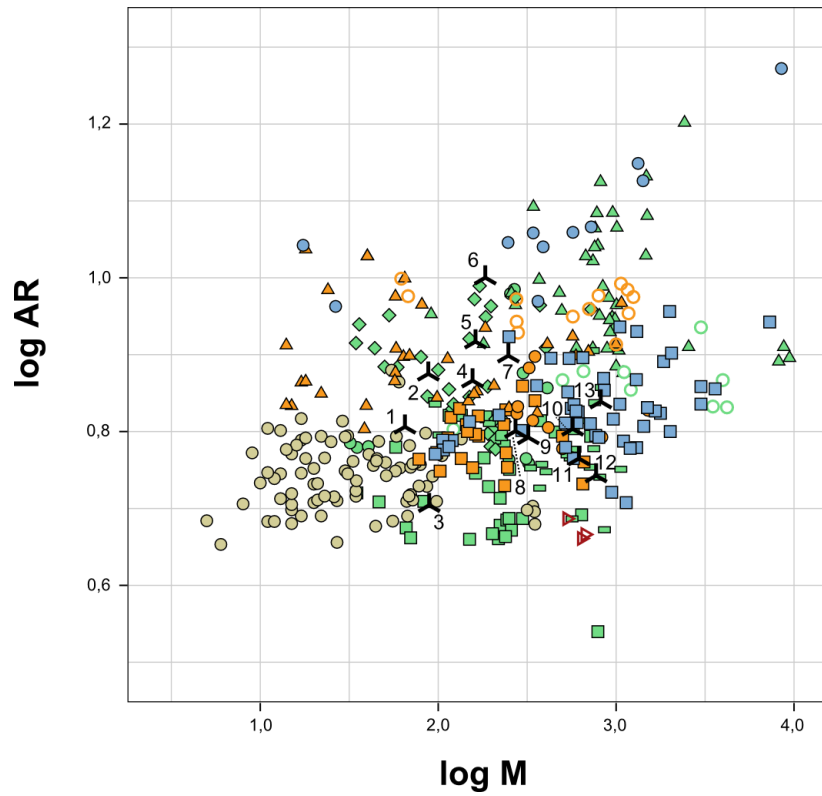
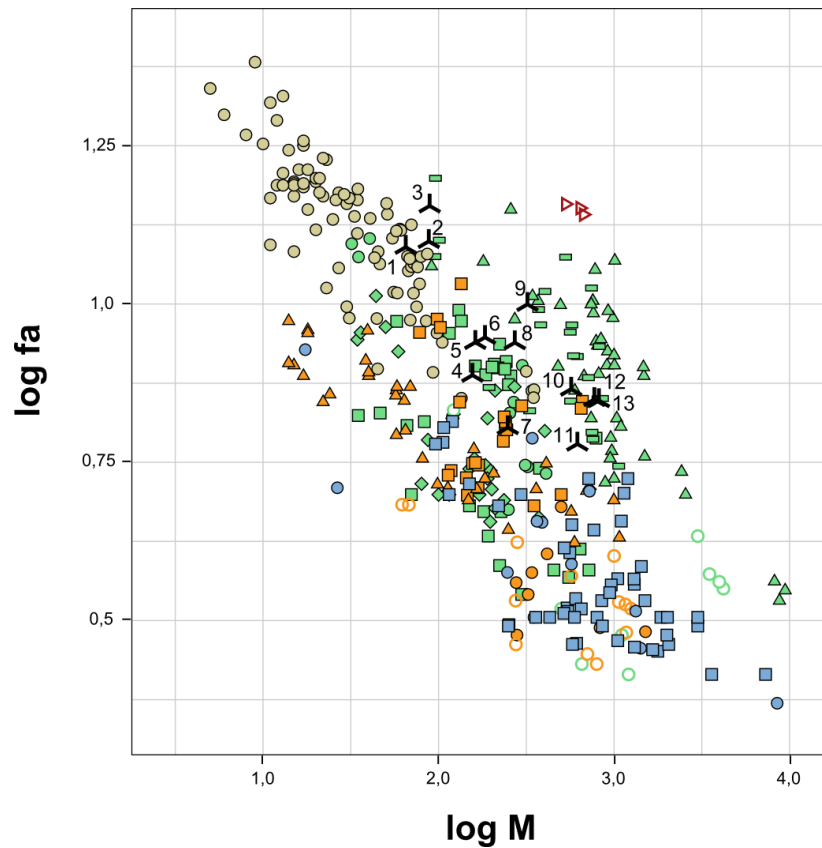
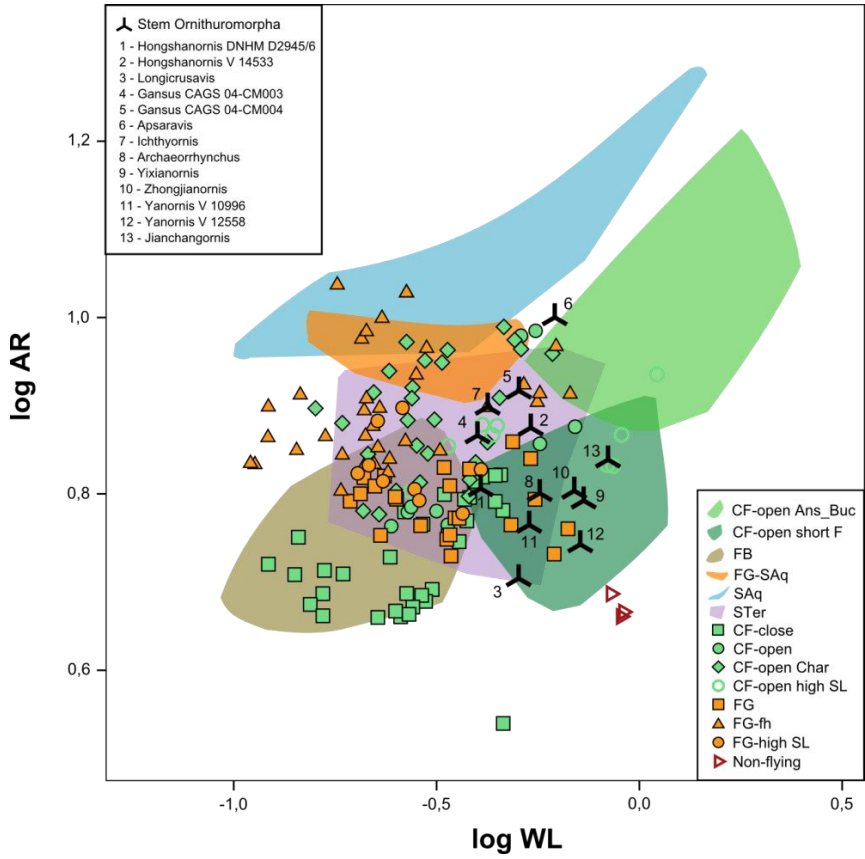
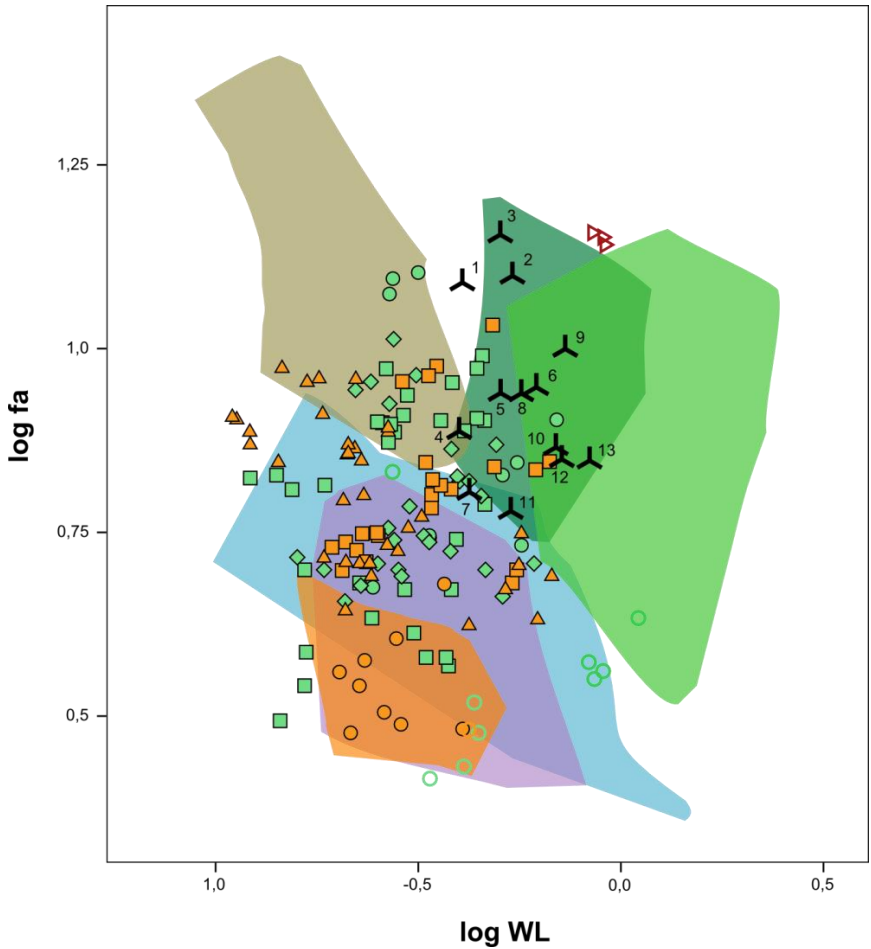
B**C**

Figura 4.24. Diagramas de dispersión de los parámetros aerodinámicos respecto a la masa corporal (en logaritmo) de las aves ornithuromorphas modernas y extintas. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la masa (M). **(B)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la masa (M). **(C)** Diagrama de la frecuencia de aleteo (fa) frente a la masa (M). Colores y símbolos según la figura 4.10.

A



B



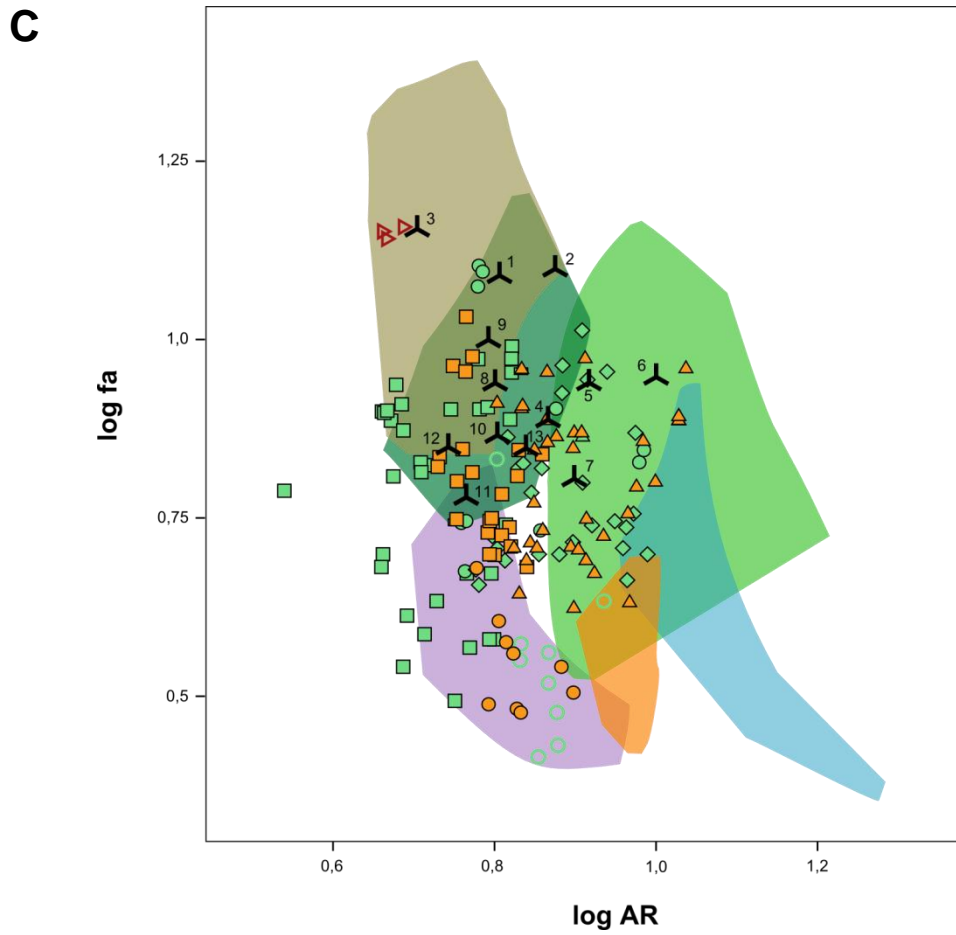


Figura 4.25. Diagramas de dispersión entre los tres parámetros aerodinámicos estudiados (tomados en logaritmos) para las aves Ornithuromorpha modernas y extintas. **(A)** Diagrama de la carga alar (WL) frente al alargamiento (AR). **(B)** Diagrama de la carga alar (WL) frente a la frecuencia de aleteo (fa). **(C)** Diagrama del alargamiento (AR) frente a la frecuencia de aleteo (fa). Colores y símbolos según la figura 4.10.

VARIACIÓN Y EVOLUCIÓN MORFOFUNCIONAL DE LOS HUESOS ALARES DE LAS AVES

Nature is an excellent tinkerer, not a divine artificer.

(La naturaleza es un excelente chapucero, no un divino artesano)

François Jacob

Antecedentes y problemática

1. Morfología funcional de los huesos del ala

La especialización de un organismo (o de alguno de sus rasgos, estructuras u órganos) hacia un nicho ecológico concreto o una determinada función a menudo se ve reflejada en sus aspectos morfológicos. Esta correlación entre forma y función permite abordar la caracterización del vuelo de las Aves desde un enfoque diferente al que se ha visto en el capítulo anterior, el cual se basa en el estudio morfofuncional de su esqueleto poscraneal.

1.1. Los elementos alares como vigas para resistir esfuerzos

Las aves voladoras presentan un tipo peculiar de bipedestación, en la que las extremidades posteriores les permiten trepar, sujetarse a las ramas, cazar presas, correr en superficie, o propulsarse bajo el agua, mientras que las anteriores se encargan del vuelo y, en algunos casos, también les sirven para el buceo. La independencia entre el módulo anterior y el posterior (Gatesy y Dial 1996, Bell, Andres y Goswami 2011 Dececchi y Larsson 2013), así como la diferencia de cargas que soportan, han permitido que alas y patas se hayan especializado por separado en su tipo de locomoción. Los huesos de las extremidades posteriores están sometidos principalmente a esfuerzos flectores y compresivos, mientras que las fuerzas aerodinámicas que soportan los huesos de las alas generan fundamentalmente esfuerzos de flexión y de torsión (ver De Margerie *et al.* 2005, Pennycuick 2008, Farke y Alicea 2009). Ya que el objetivo de esta memoria es estudiar el vuelo, los análisis efectuados se centran únicamente en los huesos alares.

En el capítulo 1 (ap.2.3) se introdujo la teoría de vigas, que proporciona una base física para el estudio morfofuncional del ala. Los elementos esqueléticos del ala y las plumas de vuelo forman una estructura cuya superficie soporta las cargas de sustentación y de resistencia aerodinámica. Tales cargas se transfieren en forma de

momentos flectores y torsionales, desde las plumas a los huesos y desde las zonas más distales a las proximales. Durante el vuelo, la fuerza de sustentación tiende a doblar el ala hacia arriba y, debido a que la mayor parte del área alar se localiza delante del eje del húmero (Figura 1.16), también empuja al ala a girar hacia arriba. Esto genera un momento flector y un momento de torsión en la raíz del ala, que se contrarrestan por la acción de los músculos pectorales insertados en la cara ventral de la cresta deltopectoral. Los esfuerzos flectores y torsionales que recibe el húmero se transfieren desde el antebrazo a través de la articulación del codo. Debido a que el antebrazo no puede rotar respecto al húmero ni la mano respecto al antebrazo (el codo y la muñeca actúan a modo de bisagra), los esfuerzos flectores que reciben ambos se transfieren al extremo distal del húmero como esfuerzos torsionales. Además, dado que la mayor parte de la superficie del ala se encuentra tras el eje del antebrazo y la mano, las plumas primarias y secundarias transmiten un momento torsional de giro hacia abajo sobre el carpometacarpo y la ulna, respectivamente (Figura 1.16).

La resistencia de una viga (en este caso, un hueso) a diferentes esfuerzos depende básicamente de su composición y de su geometría tridimensional, de acuerdo con las ecuaciones vistas en el capítulo 1 para los esfuerzos flectores (1) y para los esfuerzos torsionales (2):

$$(1) \quad r = \frac{EI}{m_f} \qquad (2) \quad \theta = \frac{m_t}{GJ}$$

Como la composición de los huesos es la misma, el módulo elástico (E) y el módulo de cizalladura (G) permanecen constantes. Por ello, la resistencia de los huesos de las distintas aves a los esfuerzos flexores y de torsión dependerá de la geometría de dichos elementos, es decir, de su longitud y su sección transversal. Así, en un hueso más largo el brazo del momento de la fuerza (d) es mayor y, por tanto, sus momentos de fuerza (m_f y m_t) serán mayores que en un hueso más corto, según la relación

$$m = Fd$$

Conforme mayor sea m_f , mayor será la deformación debida a los esfuerzos flexores (menor radio de curvatura, r), del mismo modo que cuanto mayor sea m_t la deformación torsional también será mayor (mayor ángulo de cizalladura, θ). Esto implica que las aves voladoras con húmeros relativamente cortos (vg. apodiformes y

paseriformes) pueden soportar mayores esfuerzos torsionales y flexores, lo que podría permitirles mayor capacidad de maniobra que en otras aves con húmeros relativamente largos, como los albatros (Middleton y Gatesy 2000).

Sin embargo, por sí sola la longitud de los huesos es relativamente inadecuada para hacer comparaciones funcionales en las aves (Habib y Ruff 2008). La forma de la sección transversal del hueso es más fácil de interpretar en términos funcionales, pues responde a las cargas mecánicas soportadas en vida (Carrier y Leon 1990). Dicho corte transversal modula el valor de los momentos del área I y J , que son fundamentales para la resistencia del hueso [funciones (1) y (2)]. El segundo momento del área I depende de la cantidad de material dispuesto en el corte sagital de la viga y de la distancia de este material al centroide del corte, en el eje de un esfuerzo flexor aplicado. Por tanto, un corte sagital con forma circular soporta los esfuerzos flectores de la misma forma en cualquier dirección, mientras que las secciones elípticas o rectangulares maximizan el segundo momento del área en su eje mayor, ya que el valor máximo de I coincide con el mayor diámetro de la diáfisis (Cubo y Casinos 1998). Por otra parte, el segundo momento polar J es la suma de los momentos segundos I en dos direcciones ($I_{xx}+I_{yy}$). El momento J también aumenta con la distancia del material al centroide y será máximo cuando la forma de la sección sagital sea circular (Swarz *et al.* 1992).

El húmero y la ulna de las aves voladoras tienen una sección tubular, con una pared cortical delgada (alejada del centroide) por lo que son eficientes para soportar esfuerzos de flexión y torsión (ver Fig. 1.15A). La configuración de ambos huesos, a nivel geométrico y microestructural, sigue un patrón general para optimizar la resistencia a esfuerzos torsionales, especialmente (Cubo y Casinos 1998, 2000, De Margerie *et al.* 2005). Esta optimización del húmero y la ulna para soportar fuerzas de torsión no se observa en los planeadores dinámicos marinos, del tipo albatros, ni en las aves que bucean propulsadas por sus alas, como las alcas (De Margerie *et al.* 2005). Por otra parte, el estudio de Simons *et al.* (2011) mostró diferencias en los valores de I y J entre los pelecaniformes más planeadores y los más aleteadores.

Debido a que los dos momentos (m_f y m_t) resultan del producto de su fuerza y de la distancia a la raíz, un hueso más corto reducirá el momento de la fuerza respecto a uno más largo. Ya que el diámetro de la sección (sea circular o elíptica) incrementa los momentos I y J , una relación de proporciones del hueso (longitud/diámetro) que indique una alta robustez será indicativa de una mayor resistencia a los esfuerzos flectores y

torsionales que la de un hueso cuya construcción sea más grácil. Esta aproximación no considera el grosor de la corteza y la forma geométrica de la sección sagital del hueso, importantes para los valores de I y J , como hemos visto. Dicha abstracción es necesaria para estudiar qué ocurría en las aves basales, ya que estos factores difícilmente están disponibles en algún fósil (habría que contar con un sincrotrón o un microtomógrafo) y menos aún en una amplia base de datos fósiles.

La robustez del húmero y la ulna presentan una alometría negativa en las aves modernas; es decir, en las aves más grandes ambos huesos tienden a aumentar su longitud pero disminuyen su grosor, en comparación con las aves pequeñas (Prange *et al.* 1979, Casinos y Cubo 1994, Olmos *et al.* 1996). Este patrón alométrico se observa también en los murciélagos (Swartz 1997), pero no así en los pterosaurios (Brower y Veinus 1981) ni en el grupo de murciélagos vampiro (Canals *et al.* 2005), lo que probablemente se debe a su desplazamiento cuadrúpedo en tierra (Habib 2008).

Además del tamaño, otros factores funcionales se encuentran implicados en la variación morfológica de los huesos apendiculares. Por ejemplo, un húmero más corto respecto a la longitud de la ulna (índice braquial bajo) puede permitir a las aves una cinética en la que el ala se pliega mucho durante la elevación, por contraposición a las aves con valores elevados del índice braquial, cuya elevación y plegamiento son mucho menos acusados (Nudds *et al.* 2007). En el caso de las aves especializadas en bucear propulsándose con las extremidades posteriores, como cormoranes y somormujos, su fémur es relativamente más robusto que el húmero, en comparación con el resto de aves, pues estas aves soportan mayores esfuerzos en la extremidad posterior (Habib y Ruff 2008). Por el contrario, las aves que bucean impulsadas por sus alas, como alcas y pingüinos, soportan comparativamente mayores esfuerzos en éstas, por lo que presentan un húmero con la pared cortical engrosada (Habib y Ruff 2008), así como una ulna corta y robusta en relación a las demás aves voladoras (Hinic Frlog y Motani 2010).

Además de los esfuerzos de flexión y torsión, los huesos también pueden soportar esfuerzos axiales, que pueden ser compresivos o distensivos, aunque son menos importantes en las alas. A diferencia de los casos anteriores, la resistencia de la viga (hueso) a estos esfuerzos depende del material y del área del corte transversal, pero no de la forma de la sección. Así, una sección grande soporta mayores esfuerzos axiales que una pequeña. En el ala, el radio actúa como una biela de empuje entre el extremo distal del húmero y el hueso carpo radial, para acoplar los movimientos de la muñeca

con los del codo (Hildebrand 1982, Vazquez 1994). Esto implica que, a diferencia del húmero y la ulna, los principales esfuerzos que soporta el radio son axiales, lo que se refleja en su histología y en la sección de su diáfisis, menos redondeada (Cubo y Casinos 2000, De Margerie 2002).

1.2. Los elementos alares como palancas para transmitir fuerzas

El ala no es una viga fija, sino que se mueve anclada a una articulación. Su movimiento oscilatorio sobre el hombro genera un momento inercial (M_i), es proporcional al peso y la longitud de los elementos alares. Estos movimientos oscilatorios (aleteos) necesitan un aporte de energía desde los músculos, lo que genera un componente adicional para la potencia mecánica de vuelo (P_{mec}), la potencia inercial (P_i) (ver Cap.1, ap.2.1). Sin embargo, este componente no se ha considerado en las ecuaciones para obtener la potencia mecánica de vuelo (P_{mec}), debido a que la energía cinética generada por el ala no se disipa, sino que es mayoritariamente reconvertida en trabajo: si este trabajo acelera el aire hacia abajo, contribuye a la potencia inducida; si lo acelera hacia atrás, contribuye a la potencia parásita y/o de perfil (Pennycuik 2008). La potencia inercial es función del momento de inercia del ala sobre el hombro (m_i), de la amplitud del movimiento (ϕ) y de la frecuencia de batido (fa) (Thollesson y Norberg 1991, Van den Berg y Rayner 1995):

$$P_i = 4 \pi^2 \phi^2 fa^3 m_i$$

Aunque P_i se puede considerar una fracción relativamente pequeña del coste energético del vuelo, se puede asumir que una disminución considerable de su magnitud podría ser selectivamente ventajosa (Swartz 1997, Van den Berg y Rayner 1995).

Los elementos esqueléticos, además, proporcionan las superficies de origen e inserción para los músculos que permiten los movimientos. La gran mayoría de los sistemas músculo-esqueléticos locomotrices actúan como palancas que transmiten fuerzas. Una palanca es una estructura rígida, en este caso un hueso, que transmite una fuerza girando sobre un punto de apoyo o fulcro, la articulación. En estos sistemas hay una fuerza de entrada o potencia (F_i) que actúa sobre la palanca y otra de salida o resistencia (F_o) que surge desde la palanca. Las distancias que separan el punto de aplicación de cada fuerza respecto al fulcro son los brazos de palanca (d_i y d_o). La

relación entre los productos de cada fuerza por su brazo correspondiente permite establecer una ecuación de equilibrio:

$$F_i d_i = F_o d_o,$$

lo que conlleva que el aumento de F_o se puede hacer mediante el aumento de F_i o d_i , o con la disminución de d_o :

$$F_o = F_i d_i / d_o$$

Esto se traduce en que un sistema de palancas con un brazo de potencia mayor y/o uno de resistencia menor, podrá ejercer una fuerza mayor (Hildebrand y Goslow 2001, Alexander 2003). Por otra parte, la velocidad de movimiento en cualquier punto de la palanca viene determinada también por los brazos d_i y d_o . La velocidad de entrada (ω_i) y la de salida (ω_o) se relacionan con las palancas de manera opuesta a como lo hacen las fuerzas:

$$\omega_i d_o = \omega_o d_i,$$

lo que implica que la velocidad angular del movimiento es mayor conforme menor sea el brazo de entrada y mayor el de salida (Hildebrand y Goslow 2001, Alexander 2003):

$$\omega_o = \omega_i d_o / d_i$$

Por tanto, una misma palanca (articulación) no puede mejorar a la vez la fuerza y la velocidad de un mismo músculo (Hildebrand y Goslow 2001).

El movimiento de depresión alar de las aves representa una palanca de tercer orden, en la que F_i y F_o van en el mismo sentido, situándose la primera más cerca del fulcro. Los músculos pectorales ejercen la F_i sobre la cresta deltopectoral (cuya longitud es d_i) y ésta se transmite a través de la cavidad glenoidea del hombro (el fulcro) para generar una F_o sobre la corriente de aire a lo largo de todo el ala (d_o), lo que finalmente permite al ave obtener sustentación e impulso (Fig. 5.1; ver Cap.1, sección 2.1). Según ello, a igualdad de longitud alar, un húmero que presente la cresta deltopectoral más larga indicará que los pectorales ejercen mayor fuerza que uno con la cresta más corta; sin embargo, el segundo realizará el movimiento de batido más rápidamente. Hay que añadir que las áreas de unión muscular que son proporcionalmente grandes disminuyen también el riesgo de desunión por el estrés del

tendón bajo el punto de fallo (Tobalske *et al.* 2011). No obstante, pese a que la función de la cresta deltopectoral está clara, aún no se ha explorado el significado funcional de su gran diversidad de formas y tamaños entre las aves.

Del mismo modo, la morfología de los elementos de la cintura pectoral también se relaciona con su función mecánica. Así, el coracoides está diseñado y orientado para resistir la compresión del tórax durante la contracción de los músculos pectorales y supracoracoideos (Pennycuick 1968, Baier *et al.* 2007) y la fúrcula ayuda mecánicamente a la elevación del ala gracias a la energía almacenada en su deformación durante la depresión (Jenkins *et al.* 1988, Goslow *et al.* 1990, Hui y Ellers 1999; contra Bailey y DeMont 1991). Además, las variaciones en la forma de la fúrcula son congruentes con los diferentes tipos de vuelo (Hui 2002 y Close y Rayfield 2012).

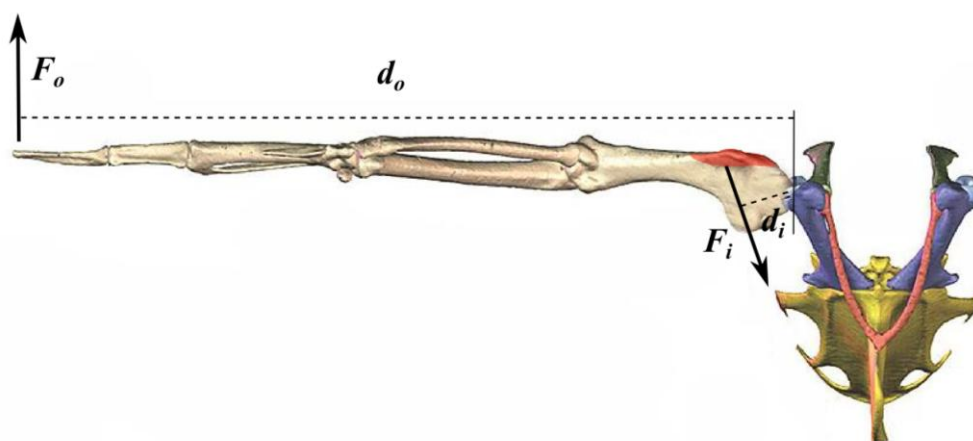


Figura 5.1. Funcionamiento del ala a modo de palanca, mostrando los brazos de los momentos y las fuerzas de entrada y salida. La superficie de inserción de la musculatura pectoral (cresta deltopectoral del húmero) aparece señalada en rojo. Figura modificada desde Baier *et al.* (2007).

2. Inferencias funcionales previas sobre las aves basales

A partir del conocimiento de la morfología funcional del esqueleto poscraneal de las aves voladoras modernas se pueden realizar retrodicciones plausibles sobre el tipo de vida o el modo de desplazamiento de las especies extintas. Esta aproximación se ha empleado más frecuentemente para hacer inferencias paleoecológicas sobre aves basales

que la basada en parámetros aerodinámicos, desarrollada en el capítulo 4. Además, el estudio morfológico comparado permitirá trazar los cambios ocurridos en el esqueleto del ala dentro del clado aviano.

A partir del análisis de la longitud de los elementos óseos en un diagrama ternario, Middleton y Gatesy (2000) encontraron que el tamaño del húmero en las aves voladoras no excedía del 45% de la longitud total del esqueleto del ala, mientras que en terópodos no avianos la proporción del húmero era mayor. Este límite, probablemente biomecánico, no fue sobrepasado por ninguna de las aves mesozoicas estudiadas, aunque conviene mencionar que los especímenes de *Archaeopteryx* obtuvieron valores muy cercanos al mismo (Middleton y Gatesy 2000: Fig. 5). Usando el mismo procedimiento, Dyke y Nudds (2008) mostraron que las proporciones entre los huesos alares de las enantiornitas se encontraban dentro del rango de variación de las aves modernas. Más recientemente, Nudds *et al.* (2013) vieron que las proporciones de los elementos alares de *Gansus* coinciden con las de los apodiformes (vencejos y colibríes). Para estos autores, el comportamiento en vuelo de un ave se puede inferir a partir de la longitud de sus huesos alares, pues unas mismas proporciones de estos elementos indicaría una cinética alar similar (Nudds *et al.* 2007, Dyke y Nudds 2008, Nudds *et al.* 2010, 2013).

En otros trabajos se ha abordado la ecomorfología de las aves basales representadas en el registro fósil con métodos multivariantes, que permiten analizar un mayor número de variables. Por ejemplo, Hinc Frlog y Motani (2010) estudiaron la locomoción acuática de ornituras basales, tomando como base 32 variables del esqueleto axial y apendicular. Concluyeron que el ejemplar de *Ichthyornis* incluido en esta memoria (YPM 1450) pudo ser un nadador de superficie. Por su parte, Wang *et al.* (2011b) hicieron inferencias sobre el modo de vuelo de nueve especies de aves basales, a partir del análisis multivariante de las longitudes de los elementos esqueléticos alares y de la pluma primaria más larga (cuatro variables). Sus resultados indican que *Archaeopteryx* no es comparable a ningún volador moderno, *Confuciusornis* se puede interpretar como un aleteador activo (CF o FG), las enantiornitas abarcan todos los tipos de vuelo modernos considerados en dicho trabajo y los ornituromorfos basales analizados (*Archaeorhynchus*, *Yixianornis*, *Hongshanornis* y *Jianchangornis*) se clasifican como aleteadores continuos (CF). Sin embargo, Chan *et al.* (2012) mostraron

que esas mismas variables no distinguen bien los tipos de vuelo en las aves modernas y, por tanto, no serían válidas para hacer inferencias sobre aves extintas.

Por otra parte, Bell y Chiappe (2011) caracterizaron las estrategias de forrajeo de 20 aves basales empleando análogos ecológicos modernos, caracterizados mediante un análisis de componentes principales de las longitudes de todos los huesos apendiculares (excepto los dedos manuales). Hallaron que la principal variación morfológica no alométrica era la proporción entre la extremidad anterior y la posterior. Sus resultados permitieron clasificar los especímenes de *Archaeopteryx* como predominantemente terrestres, al igual que los de *Eoconfuciusornis*. En cambio, los miembros más modernos de Confuciusornithidae se interpretaron como arborícolas. *Jeholornis* fue relacionado con nadadores de superficie y *Sapeornis* con planeadores. Entre las enantiornitas, *Protopteryx*, *Cathayornis* y *Longypteryx* fueron propuestas como arborícolas, mientras que *Pengornis* se situó dentro del área de distribución de las aves hipervoladoras y, *Vescornis* con aves predominantemente terrestres. Los miembros basales de Ornithuromorpha clasificados inequívocamente fueron *Hongshanornis*, como ave terrestre, y *Yixianornis*, como buceador propulsado por sus extremidades posteriores.

Más recientemente, el análisis morfológico de la fúrcula realizado por Close y Rayfield (2012) ha permitido clasificar a 19 aves basales dentro de los tipos de vuelo de las neognatas. Así, la fúrcula de *Archaeopteryx* es más parecida a las de los terópodos corredores que a las de cualquier ave voladora. Los miembros de Sapeornithidae y Confuciusornithidae muestran una fúrcula similar a la de las aves predominantemente planeadoras. Dentro de las enantiornitas, la fúrcula de los especímenes de *Cathayornis*, *Concornis*, *Eoalulavis*, *Longypteryx*, *Rapaxavis*, *Protopteryx* y *Vescornis* indica una semejanza con los actuales aleteadores-planeadores, mientras que la de *Pengornis* es más parecida a la fúrcula de los planeadores. Finalmente, los miembros basales de Ornithuromorpha muestran más diversidad morfológica en la fúrcula; así, *Hongshanornis* y *Longicrusavis* se clasifican con los aleteadores continuos, *Yanornis* con los planeadores y *Zhongjianornis* con las aves que vuelan alternando períodos de aleteo con fases balísticas.

En definitiva, las longitudes de los huesos se han empleado muy a menudo con vistas a obtener inferencias ecológicas en el seno de la Paleontología de Vertebrados y, concretamente, hay numerosos estudios centrados en retrodedecir comportamientos en

las aves primitivas (vg. Middleton y Gatesy 2000, Zeffe *et al.* 2003, Nudds *et al.* 2007, 2010, 2013, Dyke y Nudds 2008, Wang *et al.* 2011a, 2011b, Bell y Chiappe 2011). También hay trabajos que han usado dichas variables para explorar la evolución del miembro anterior de los dinosaurios terópodos (v.g. Benson y Choniere 2013). Sin embargo, un estudio funcional basado únicamente en las longitudes de los elementos se podría considerar como una aproximación un tanto simplista (Habib y Ruff 2008), pues no considera la repercusión funcional de otras variables, como el grosor de las diáfisis y las epífisis, o el tamaño de las zonas de origen e inserción muscular. En otros trabajos, el estudio morfofuncional es más adecuado, pero o bien no se analizan fósiles (vg. Casinos y Cubo 2001, De Margerie *et al.* 2005, Simons *et al.* 2011), o en aquellos en que sí se incluyen, las inferencias se centran en aspectos ecológicos diferentes al modo de vuelo (vg. Hini Frlog y Motani 2010, Bell y Chiappe 2011).

Por tanto, se ha considerado necesario llevar a cabo un análisis morfofuncional enfocado al modo de vuelo de las aves, que abarque el mayor número posible de aspectos morfológicos del esqueleto apendicular del ala y que incluya a los taxones más basales. Este análisis se desarrollará a lo largo del presente capítulo, y contiene los siguientes objetivos: (1) explorar los principales cambios morfológicos ocurridos en el esqueleto del aparato volador dentro del clado Aves, identificando los efectos del tamaño, la filogenia y la adaptación; (2) tratar de establecer hipótesis funcionales sobre el modo de vuelo de las aves basales; y (3) confirmar o refutar las interpretaciones aerodinámicas realizadas en el capítulo 4.

Análisis de la variación morfológica de los huesos del ala

3. Procedimiento

Los valores medios de las variables osteológicas del ala en las especies de neognatas (Anexo 5) se obtuvieron a partir de las medidas tomadas en cada espécimen, presentadas en el Cap.2 (ap. 2.1), con objeto de eliminar la variación intraespecífica en la muestra, pues podría dificultar el establecimiento de los patrones de variación interespecífica en los huesos alares.

A continuación, se extrajo el efecto de las diferencias de tamaño en la muestra, lo que permitió la comparación morfológica entre aves grandes y pequeñas. Para ello, cada medida se relativizó usando un estimador del tamaño del ala. Mosimann (1970) y Jungers *et al.* (1995) mostraron que la media geométrica de las medidas de un individuo es un buen estimador de su tamaño. Simons (2010) empleó la media geométrica de algunas medidas como estimador del tamaño en las aves. En este análisis se ha usado la media geométrica (denominada en adelante MG; Anexo 5) de aquellas variables que representan mejor el tamaño del ala esquelética, es decir, las longitudes y diámetros de las diáfisis del húmero, de la ulna y del carpometacarpo (*LH*, *dH*, *LU*, *dU*, *LCMC* y *dMCII*). Dado que el valor de MG del ala esquelética se correlaciona estrechamente con la masa corporal en las neognatas de la muestra ($R^2 = 0,94$; $p < 0,001$), dicha variable podría ser un estimador adecuado del tamaño corporal. A continuación, cada medida se dividió por el valor de MG del ala en su especie, obteniendo así las variables relativizadas para el tamaño del ala. Finalmente, las variables relativizadas se usaron para llevar a cabo los análisis de componentes principales (ACP). Una vez realizados, las variables originales con más peso en cada componente se representaron con diagramas de caja (*whiskler box plots*), al objeto de mostrar las diferencias entre los taxones fósiles y entre los grupos de vuelo en aves modernas.

Los componentes principales obtenidos se regresionaron frente al estimador de tamaño (MG). Por un lado, se estudió el cambio alométrico en los componentes que se

relacionan significativamente con el tamaño. Por otro, se estudió el cambio morfológico independiente del tamaño en aquellos componentes no relacionados significativamente con MG. En este sentido, en numerosos trabajos sobre otros grupos animales se han empleado los residuales obtenidos en una regresión entre las variables de forma y la variable de tamaño para extraer el efecto alométrico de un análisis morfológico (vg. Jolicoeur *et al.* 1984, Revell *et al.* 2007, Drake y Klingenberg 2008, Figueirido *et al.* 2010, 2013, Martín-Serra *et al.* 2014). Sin embargo, este procedimiento no se aplicó en el presente trabajo debido a que el tamaño corporal de las aves (y los efectos alométricos ligados al mismo) es un componente relevante de sus adaptaciones al vuelo, pudiendo no ser ventajosa su extracción cuando el objetivo es reconstruir el modo de locomoción en especímenes donde se desconoce este aspecto (Simons *et al.* 2011, Close y Rayfield 2012).

Los resultados gráficos de los análisis morfológicos han sido mostrados como filomorfoespacios. Para realizarlos se usaron los valores medios para las especies extintas representadas por más de un ejemplar (vg. *Sapeornis* y *Confuciusornis*). En el caso de *Sapeornis*, el ejemplar DNHM 3078 se descartó a la hora de obtener los valores medios, pues se considera un juvenil (Gao *et al.* 2012). De esta forma, a partir de un cladograma completo del taxón Aves, que incluye las aves basales y modernas, elaborado con longitudes de rama iguales a uno (Fig. 5.2), se obtuvieron las reconstrucciones de los nodos del árbol mediante *square change parsimony* (SCP). Los valores nodales permitieron construir un filomorfoespacio entre los componentes de forma del ACP, lo que posibilitó localizar gráficamente los patrones morfológicos de convergencia y divergencia en el seno del clado (ver Cap.2, ap.5.1).

Se desarrollaron dos ACP diferentes. El primero, con un menor número de variables, se realizó por dos motivos: por un lado, explorar la variación principal de los huesos del ala como estructuras de tipo viga; por otro, abarcar la mayor parte de la muestra, especialmente la de aves basales. El segundo ACP fue un análisis bastante más completo de la morfología esquelética del ala. Inevitablemente, el mayor número de variables empleadas provocó que disminuyera el número de formas basales que pudieron ser incluidas. Pese a ello, todos los *stem-groups* avianos estuvieron representados en este segundo ACP. Además, la representación de aves basales fue mucho mayor al elaborar los diagramas de caja para las variables originales más influyentes dentro de cada componente.

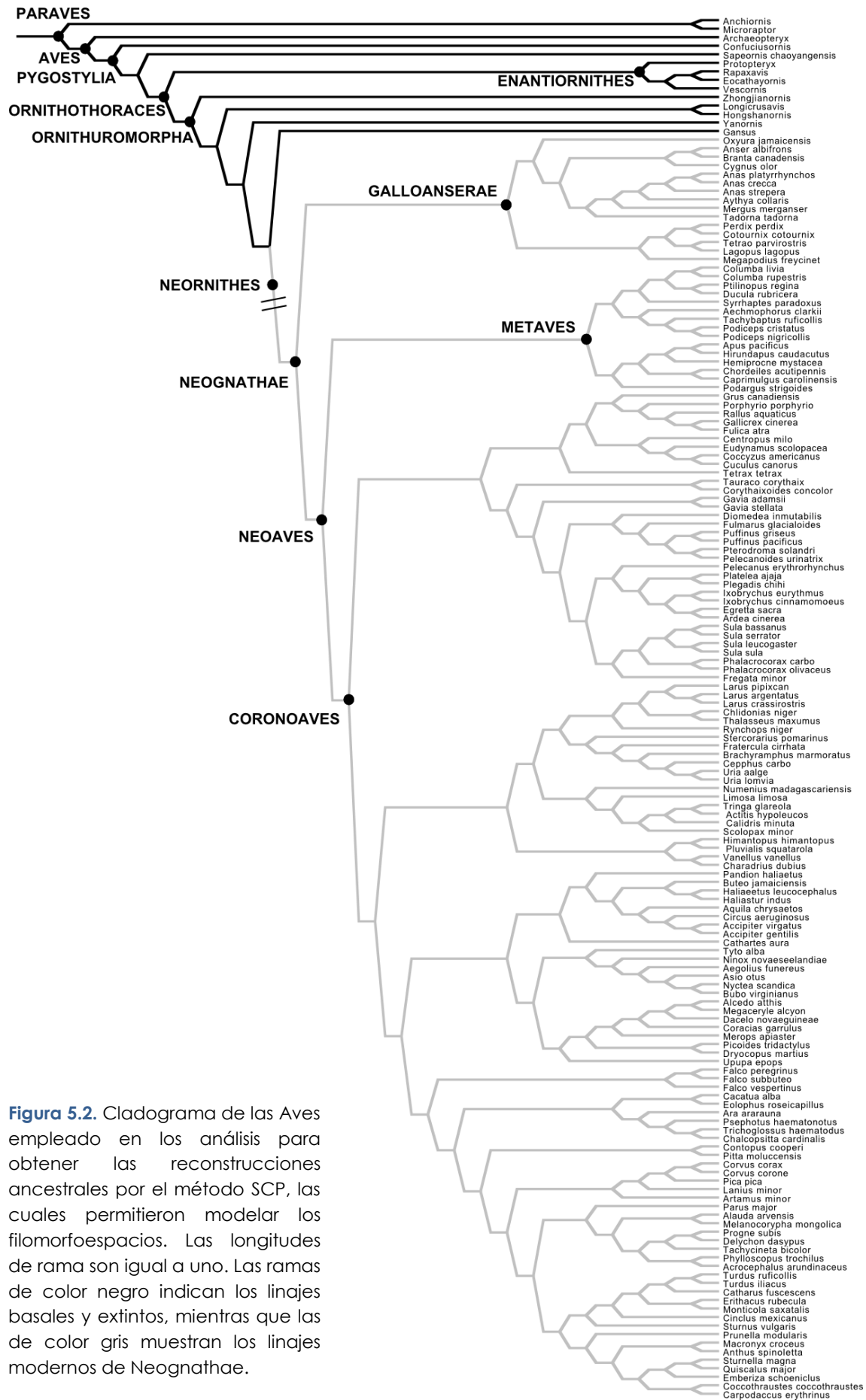


Figura 5.2. Cladograma de las Aves empleado en los análisis para obtener las reconstrucciones ancestrales por el método SCP, las cuales permitieron modelar los filomorfoespacios. Las longitudes de rama son igual a uno. Las ramas de color negro indican los linajes basales y extintos, mientras que las de color gris muestran los linajes modernos de Neognathae.

4. Análisis

4.1. Primer ACP

Este primer análisis (ACP I) se llevó a cabo sobre la matriz de correlaciones de ocho variables osteológicas relativizadas para, según se ha mencionado ya, explorar la variación de los huesos del ala como estructuras de tipo viga. Para ello se tomaron las longitudes de los cuatro elementos esqueléticos (*LH*, *LU*, *LR* y *LCMC*) y los diámetros de sus respectivas diáfisis (*dH*, *dU*, *dR* y *dMCII*). En este ACP I se pudieron incluir dos terópodos no avianos corredores, un ovirraptorosaurio (*Caudypteryx dongi*) y un troodóntido (*Sinornithoides youngi*), los cuales permitieron, junto a los ejemplares planeadores de Deinonychosauria (*Anchiornis* y *Microraptor*), inferir la condición ancestral del miembro esquelético anterior.

El ACP I resultó en ocho nuevas variables (componentes o autovectores), de las que los dos primeros (CP1 y CP2) explicaron conjuntamente más del 70% de la variación morfológica recogida en las variables originales (Tabla 5.1, Fig. 5.3). En la tabla 5.2 se muestran los coeficientes de carga de cada variable original en cada componente.

Componente	Autovalor	% varianza	% acumulado
1	4,30	53,72	53,72
2	1,37	17,15	70,87
3	0,85	10,56	81,43
4	0,60	7,46	88,89
5	0,48	5,94	94,83
6	0,29	3,56	98,39
7	0,12	1,50	99,89
8	0,01	0,11	100,00

Tabla 5.1. Autovalores resultantes del primer ACP, con indicación del porcentaje de varianza explicada por cada componente.

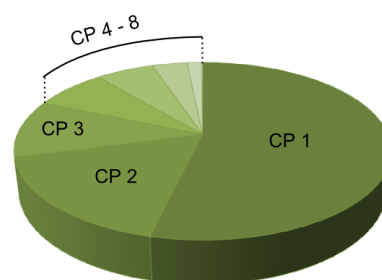


Figura 5.3. Diagrama de sectores para ilustrar la importancia relativa de los componentes obtenidos en el primer ACP para explicar la varianza.

Variable original	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8
<i>LH</i>	0,807	0,418	-0,167	-0,138	0,020	-0,288	0,208	0,005
<i>dH</i>	-0,734	0,206	0,403	0,429	-0,205	0,037	0,173	0,000
<i>LU</i>	0,882	-0,059	0,399	-0,069	0,129	0,180	0,034	0,064
<i>dU</i>	-0,821	0,055	-0,218	-0,410	0,051	0,281	0,163	-0,001
<i>LR</i>	0,914	0,029	0,338	-0,040	0,128	0,158	0,039	-0,068
<i>dR</i>	-0,159	0,881	-0,156	0,212	0,335	0,107	-0,074	0,004
<i>LCMC</i>	0,558	-0,458	-0,514	0,417	0,110	0,140	0,095	0,002
<i>DCMC</i>	-0,695	-0,402	0,212	0,016	0,523	-0,182	0,054	-0,002

Tabla 5.2. Matriz de componentes del primer ACP, mostrando los coeficientes de carga de cada una de las variables originales.

PC = a MG ^b				
Componente	N	b	R ²	p-valor
PC1	195	2,079	0,294	< 0,001
PC2	195	1,03	0,071	< 0,001

Tabla 5.3. Regresión OLS entre los dos primeros componentes del ACP I y la variable de tamaño (MG).

- El **primer componente** (CP1) explica casi un 54% de la varianza total (Tabla 5.1), mostrando valores de carga positivos para las longitudes de los huesos (*LH*, *LU*, *LR* y *LCMC*) y negativos para los diámetros de las diáfisis (*dH*, *dU*, *dR* y *DMCII*) (Tabla 5.2). Esto indica que la variación morfológica explicada por el componente se orienta desde los huesos largos y estrechos hasta los cortos y gruesos; es decir, el CP1 representa la variación en robustez del esqueleto del ala. Conviene mencionar que la robustez explicada por este componente afecta al húmero, a la ulna y al carpometacarpo, pero no al radio. Este PC1 se correlaciona claramente con el tamaño, lo que indica que la variación en robustez es alométrica (Tabla 5.3).
- El **segundo componente** (CP2) explica más de 17% de la varianza original (Tabla 5.1). Como indican sus coeficientes de carga, el cambio de forma se asocia principalmente aquí a la variación en robustez del radio, asociada a un cambio en la proporción entre el tamaño del húmero (principalmente de longitud) y el del carpometacarpo (longitud y anchura anteroposterior) (Tabla 5.2). Este segundo componente muestra también una relación con el tamaño, pero es relativamente baja (un 7%, conforme al valor estimado

para el coeficiente de determinación, R^2), por lo que podemos considerarlo un cambio de naturaleza no alométrica (Tabla 5.3).

4.2. Segundo ACP

El segundo análisis multivariable (ACP II) permitió recoger la morfología esquelética del ala con mayor detalle que el anterior. En este caso, el ACP se realizó sobre la matriz de correlaciones de 21 medidas lineales del brazo (LH , $Lcdp$, Lcb y dH), del antebrazo (LU , dU , epU , edU , $UHcm$, $ULcm$, LR y dR) y de la mano ($LCMCp$, $LCMCd$, $HMCa$, $HCMCp$, $dMCII$, $H_{im-dMCIII}$, LDI , $LDII_1$ y $LDII_2$).

Este ACP II proporciona cinco componentes con autovalores mayores que uno. Mientras que en el análisis anterior los dos primeros CP explican conjuntamente el 70% de la varianza, en este segundo ACP dan cuenta de sólo un 51% (Tabla 5.4). Por ello, se necesitaron dos componentes más (CP3 y CP4) para llegar a explicar el mismo porcentaje que en el primer ACP.

Componente	Autovalor	% varianza	% acumulado
1	7,41	35,28	35,28
2	3,37	16,06	51,34
3	2,16	10,26	61,60
4	1,70	8,08	69,68
5	1,23	5,87	75,55
6	0,93	4,45	80,00
7	0,66	3,16	83,16
8	0,62	2,97	86,13
9	0,46	2,18	88,31
10	0,42	1,98	90,29
11	0,40	1,89	92,17
12	0,31	1,46	93,63
13	0,26	1,26	94,89
14	0,24	1,14	96,04
15	0,20	0,96	97,00
16	0,18	0,87	97,87
17	0,18	0,84	98,71
18	0,14	0,66	99,37
19	0,10	0,45	99,82
20	0,04	0,17	99,99
21	0,00	0,01	100,00

Tabla 5.4. Autovalores resultantes del segundo ACP, con indicación del porcentaje de varianza explicada por cada componente.

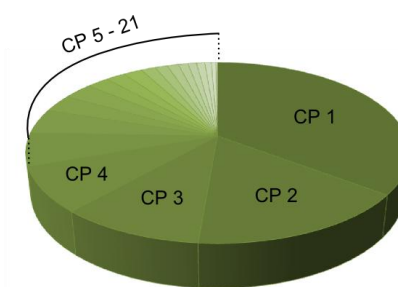


Figura 5.4. Diagrama de sectores para ilustrar la importancia relativa de los componentes obtenidos en el segundo ACP para explicar la varianza.

Variable original	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4	CP 5	CP 6	CP 7	CP 8
<i>LH</i>	-0,874	0,189	-0,037	-0,145	0,259	-0,126	-0,011	-0,049
<i>dH</i>	0,658	0,224	-0,094	0,291	-0,416	0,344	-0,044	-0,092
<i>Lcdp</i>	-0,369	0,596	-0,279	-0,109	0,326	0,196	0,239	-0,205
<i>Lcb</i>	-0,388	0,134	0,526	0,291	0,197	-0,180	-0,124	-0,566
<i>LU</i>	-0,828	-0,389	0,103	-0,054	0,112	0,320	0,028	0,052
<i>epU</i>	0,675	-0,408	-0,021	-0,146	0,430	0,035	-0,054	-0,090
<i>edU</i>	0,701	-0,376	0,138	0,116	0,345	-0,198	0,061	0,045
<i>dU</i>	0,820	0,212	-0,238	0,024	0,219	-0,123	0,106	0,043
<i>UHcm</i>	-0,446	0,037	-0,170	0,763	0,052	-0,115	0,006	0,225
<i>ULcm</i>	-0,782	-0,021	0,093	0,183	-0,001	0,255	-0,290	-0,034
<i>LR</i>	-0,873	-0,274	0,140	-0,081	0,099	0,298	0,043	0,055
<i>dR</i>	-0,082	0,713	-0,151	0,296	0,176	0,120	0,416	0,030
<i>LCMCp</i>	0,145	0,744	-0,064	-0,200	0,161	-0,118	-0,422	0,125
<i>LCMCd</i>	-0,439	-0,449	0,516	0,122	-0,109	-0,396	0,172	0,128
<i>HCMCp</i>	0,726	-0,023	0,317	0,116	0,315	0,082	0,027	-0,050
<i>HMCa</i>	0,412	0,235	0,528	0,459	-0,196	0,163	0,015	-0,077
<i>dMCII</i>	0,839	0,055	0,076	-0,140	-0,304	0,013	0,015	-0,135
<i>H_{im-dMCIII}</i>	0,558	-0,198	0,094	0,355	0,411	0,299	-0,228	0,200
<i>LDI</i>	-0,147	0,795	0,286	-0,224	-0,009	-0,100	-0,142	0,122
<i>LDII₁</i>	0,304	-0,061	0,629	-0,522	0,031	0,292	0,153	0,080
<i>LDII₂</i>	-0,060	0,577	0,694	0,021	0,030	-0,034	0,084	0,244

Tabla 5.5. Matriz de componentes del segundo ACP mostrando los coeficientes de carga de cada variable original en los ocho primeros autovectores.

PC = a MG _{ala} ^b					
Componente	N	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>p</i> -valor	
PC1	166	-2,557	0,431	< 0,001	
PC2	166	0,878	0,051	0,003	
PC3	166	0,304	0,006	0,32	
PC4	166	0,396	0,011	0,185	

Tabla 5.6. Regresión OLS entre los cuatro primeros componentes del ACP II y la variable de tamaño (MG).

- El **primer componente** (CP1) explica el 35,3% de la varianza, lo que supone un 20% menos respecto al porcentaje del CP1 del primer ACP. No obstante, el cambio morfológico que recogen ambos es básicamente el mismo. En la tabla 5.5 se puede

observar que los coeficientes de carga de las medidas longitudinales tienen un signo opuesto respecto a los de las medidas de anchuras y diámetros, lo que indica nuevamente un cambio en la robustez de los elementos óseos del ala. Una vez más se puede observar que la robustez del radio no está recogida en este componente, por lo que su variación será independiente a la del resto de elementos. La mayor resolución de este segundo ACP permite detectar que el cambio en longitud del CMC para aumentar o disminuir su robustez depende de la parte distal del elemento (desde el proceso alular hasta el extremo distal del metacarpal II) y no de la parte proximal (desde la muñeca hasta el proceso alular). Además, este CP1 presenta una alta correlación con el tamaño (Tabla 5.6), lo que indica nuevamente que este cambio es de tipo alométrico.

- El **segundo componente** (CP2) explica en este caso un 16% de la varianza (Tabla 5.4), prácticamente el mismo porcentaje que en el ACP I. Este componente se asocia, al igual que en el análisis anterior, a un cambio en la robustez del radio. Pero, en cambio, la proporción entre las dimensiones del húmero y del CMC (ACP I, CP2) no aparece recogida en este segundo análisis. En este caso, la variación en robustez del radio se asocia al desarrollo de la cresta deltopectoral del húmero, de la región proximal del CMC y del dedo alular (Tabla 5.5). Además, la variación recogida por el CP2 se puede considerar nuevamente como un cambio de forma no alométrico, ya que su relación con la MG del ala es muy baja (Tabla 5.6).
- El **tercer componente** (CP3) del ACP II explica un 10,3% de la varianza original (Tabla 5.4). El cambio morfológico descrito por este autovector implica la variación de la parte distal de la mano (longitud del metacarpal II y del dedo II), de la altura del metacarpo alular (incluyendo el proceso extensor cuando está presente) y del tamaño de la cresta bicipital del húmero (Tabla 5.5).
- El **cuarto componente** (CP4) explica el 8,1% de la varianza (Tabla 5.4). Los coeficientes de carga en este componente indican principalmente un cambio en la curvatura de la ulna (Tabla 5.7).

Variación morfológica observada y su interpretación funcional

La mayor parte de los análisis morfológicos realizados hasta la fecha sobre la extremidad anterior de las aves se han centrado en la proporción entre los tres elementos del quiridio (vg. Middleton y Gatesy 2000, Nudds *et al.* 2007, 2010, 2013, Dyke y Nudds 2008, Wang *et al.* 2011a, 2011b). Mediante diagramas ternarios, Middleton y Gatesy (2000) proponen un límite biomecánico para el tamaño del húmero en las aves voladoras, que no excedería del 45% de la longitud total del esqueleto del ala. Por su parte, Nudds *et al.* (2007) sugieren una relación entre el índice braquial y el grado de flexión del ala durante el movimiento de elevación. Añadiendo la longitud de la primaria más larga a la de los tres elementos esqueléticos, Wang *et al.* (2011b) clasifican a nueve especies de aves basales dentro de los cuatro tipos básicos de vuelo de las aves modernas, aunque no proporcionan una explicación funcional sobre las diferencias encontradas para los taxones extintos. Sin embargo, tales variables parecen no distinguir bien los tipos de vuelo en las aves modernas, por lo que no serían válidas para hacer inferencias sobre las extintas (Chan *et al.* 2012). El estudio de Bell y Chiappe (2011), desarrollado sobre un conjunto más completo de variables apendiculares y empleando análogos ecológicos modernos, permitió caracterizar satisfactoriamente las estrategias de forrajeo de 20 aves basales. Desafortunadamente, este trabajo no ayuda a caracterizar el comportamiento de vuelo en las aves mesozoicas, pues la principal variación no asociada al tamaño que observan (PC2) se refiere a la diferencia de desarrollo entre la extremidad anterior y la posterior.

Establecer inferencias funcionales sobre el modo de vuelo de un ave basal concreta a partir únicamente de las medidas longitudinales de los tres elementos esqueléticos podría parecer, en principio, una aproximación bastante simplista (Habib y Ruff 2008), pues la proporción entre sus dimensiones no recoge la repercusión morfofuncional de otras variables. Los análisis incluidos en esta memoria parecen reforzar esta idea, ya que los resultados obtenidos muestran que la principal variación morfológica del esqueleto alar dentro del clado aviano se debe al cambio en robustez de

sus cuatro elementos (húmero, ulna, radio y carpometacarpo). Del mismo modo, la variación en las zonas de inserción muscular (crestas deltopectoral y bicipital), en los distintos componentes de la mano, así como el cambio de curvatura de la ulna, son factores también muy importantes. Por tanto, parece que la variación en las proporciones de los elementos esqueléticos alares no sería el principal cambio diferenciador entre los miembros del clado Aves. Las variaciones morfológicas identificados en estos análisis se pueden explicar en términos alométricos, adaptativos y/o filogenéticos.

5. Cambios alométricos en la extremidad anterior de las aves

5.1. Variación en robustez de los huesos alares (CP1)

El cambio principal morfológico observado en los huesos alares de las aves es el relativo a la robustez del húmero, de la ulna y de la parte distal del CMC, tal y como recogen los CP1 obtenidos en los dos análisis. El cambio de robustez se asocia en toda la muestra de Aves al cambio de tamaño (en ambos casos, el CP1 se correlaciona significativamente con MG).

En las neognatas voladoras analizadas, la relación entre el tamaño y la robustez de los huesos del ala varía en función de los principales tipos de vuelo (Tabla 5.7). En las aves que vuelan mediante aleteo continuo (CF), la relación es poco significativa ($p = 0,46$). Dentro de este grupo, las poco voladoras (tipo rállidos y Galliformes) presentan un rango de robustez del esqueleto alar entre moderado y elevado, mientras que las CF tipo Charadriiformes son moderadamente gráciles y las que tienen alas con valores elevados de S_L son muy gráciles (Fig. 5.5). Las CF tipo Anseriformes y las buceadoras propulsadas por sus alas tienen valores moderados de robustez. En cambio, las buceadoras impulsadas por sus extremidades posteriores tienen un ala esquelética muy grácil en relación a su tamaño, exceptuando a los Gaviiformes, que son los de mayor porte de este grupo y tienen una robustez moderada (Fig. 5.5).

En las aves aleteadoras-planeadoras (FG) la relación alométrica es significativa, presentando la pendiente más acusada del análisis (Tabla 5.7). Dentro de este grupo, las

aves que cazan en vuelo muestran valores de robustez del ala entre moderados y muy altos, siendo los vencejos los que tienen los huesos alares más robustos. Por su parte, las FG con baja WL (rapaces nocturnas) tienen huesos alares moderadamente gráciles y las FG con capacidad de planeo dinámico (gaviotas, charranes, etc.), huesos muy gráciles. Las palomas y los cucos, que desarrollan un vuelo FG con fases de planeo muy cortas, tienen esqueletos alares bastante robustos (Fig. 5.5).

Las aves modernas predominantemente planeadoras (S) muestran también una relación alométrica muy significativa entre el tamaño y la robustez, siguiendo una pendiente alométrica que coincide con la observada en todas las neognatas (Tabla 5.7). Dentro de este grupo, las planeadoras oceánicas presentan unos huesos alares muy gráciles, siendo el albatros el que tiene los valores más bajos de robustez de la muestra. Por su parte, los planeadores continentales muestran un rango de variación entre moderadamente robustos y moderadamente gráciles, pero siempre más robustos que las planeadoras oceánicas (Fig. 5.5).

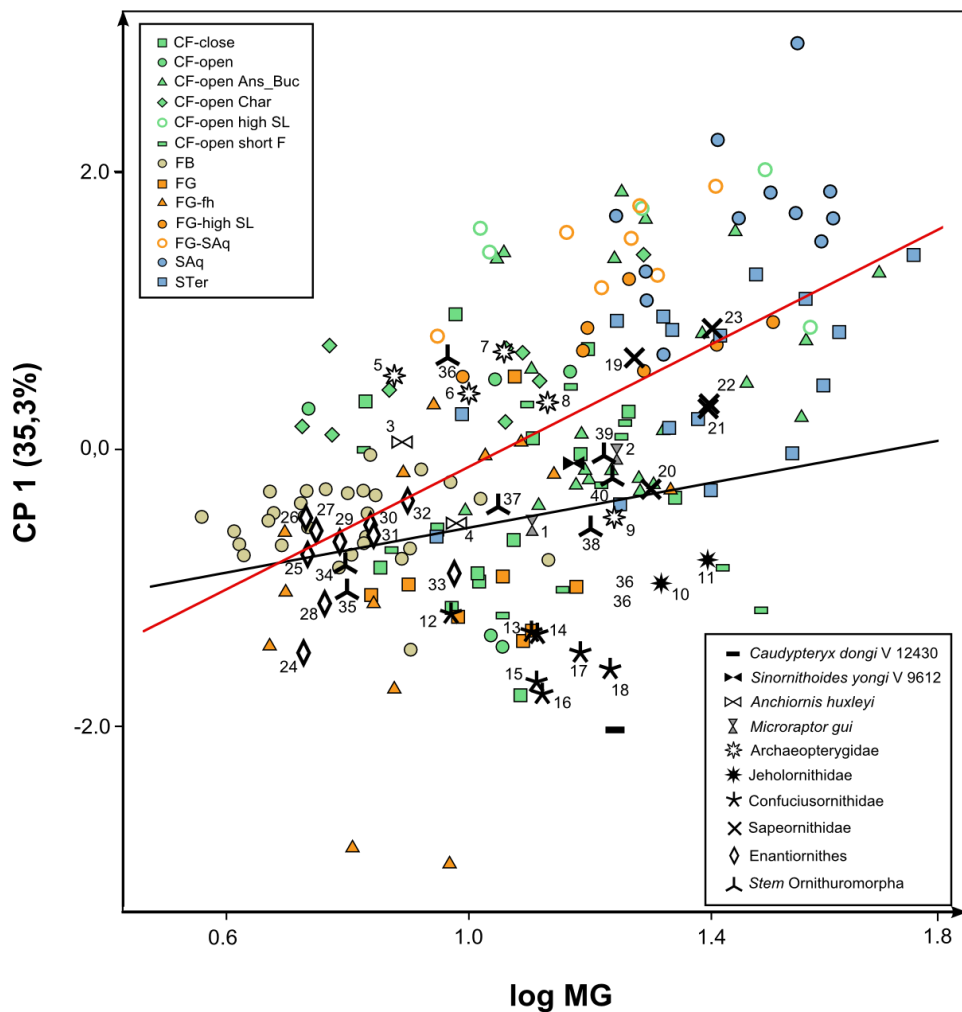


Figura 5.5. Representación gráfica de la relación entre el estimador del tamaño (MG, en logaritmos) y la variable de forma CP1, obtenida en el ACP I, para diferentes agrupaciones taxonómicas y ecológicas. Se muestran dos rectas de regresión (tabla 5.7). Recta negra – muestra completa de Neognathae; recta gris – muestra de aves basales, desde *Archaeopteryx* hasta *Gansus*. Los colores representan los cuatro tipos básicos de vuelo en aves modernas: verde – aleteadores continuos (CF); naranja – aleteadores planeadores (FG); azul – planeadores (S); marrón – aleteadores con vuelo ondulatorio (FB). Las formas geométricas representan los subtipos, dentro de cada tipo, explicados en el texto. CF-close: CF de ambientes arbolados; CF-open: CF de ambientes más abiertos (en el gráfico son martines pescadores y pteroclidiformes); CF-open Ans_Buc: CF tipo patos y aves buceadoras; CF-open Char: CF tipo Charadriiformes; CF-open high SL: CF con alta SL; CF-open shortF: CF poco voladoras y de vuelos cortos (tipo galliformes y rállidos); FG: aleteadores planeadores (en las figuras, palomas, cucos y carracas); FG-fh: FG cazadores en vuelo; FG- high SL: FG con alta SL; FG-SAq: FG con capacidad de planeo dinámico; SAq: planeadores oceánicos estrictos; STer: planeadores de corrientes térmicas. Los números indican especímenes fósiles concretos: *Microraptor gui* V 13352 (1) y V 13320 (2); *Anchiornis huxleyi* V 14378 (3) y IVPP unnumbered (4); *Archaeopteryx* de Eichstätt (5), Thermopolis (6), Berlin (7), "chicken wing" (8) y Solnhofen (9); *Jeholornis* V 13274 (10) y V 13353 (11); *Eoconfuciusornis* (12); *Confuciusornis* V 11372 (13), V 11375 (14), MCFO-0374 (15), V 11374 (16), V 11640 (17) y V 11370 (18); *Sapeornis* DNHM 3078 (16), V 13396 (20), V 13276 (21), V 13275 (22) y V 12698 (23); *Rapaxavis* (24), *Longirostravis* (25), *Eoalulavis* (26), *Vescornis* (27), *Eocathayornis* (28), *Protopteryx* (29), *Cuspirostrisornis* (30), *Longchengornis* (31), *Otogornis* (32), *Longipteryx* (33); *Longicrusavis* (34), *Hongshanornis* (35), *Gansus* CAGS 04CM-004 (36), *Yixianornis* (37), *Zhongjianornis* (38), *Yanornis* V 12558 (39) y *Jianchangornis* (40).

Regresión PC1- logMG _{ala}	N	b	R ²	p-valor
Stem Aves	36	0,811	0,057	0,16
Neognathae	161	2,213	0,338	< 0,001**
CF	67	1,031	0,06	0,046*
FG	35	3,922	0,443	< 0,001**
FB	30	-0,113	0,003	0,781
S	28	2,275	0,244	< 0,01**

Tabla 5.7. Regresiones OLS que muestran la relación alométrica entre el componente de forma (CP1) y los logaritmos de la variable de tamaño (MG_{ala}) para los diferentes tipos de vuelo: aleteadores continuos (CF), aleteadores planeadores (FG), planeadores (S) y aleteadores con vuelo ondulatorio (FB). ** Relación muy significativa; *Relación poco significativa.

Las aves con vuelo intermitente balístico (FB) no siguen el patrón general, ya que no muestran relación entre tamaño y robustez (Tabla 5.7). Estas aves tienen un esqueleto alar moderadamente robusto, mostrando un rango de variación más estrecho que su rango de tamaños (Fig. 5.5).

Para analizar este cambio de forma alométrico, se analizó la relación entre longitud y diámetro de la diáfisis en los cuatro huesos del ala. En las neognatas, la robustez del radio varía isométricamente, mientras que el húmero, la ulna y el MC

mayor presentan una pendiente menor a la esperada de la isometría (Tabla 5.8). Esta relación alométrica indica que las aves que tienen estos huesos más largos, también los muestran menos gruesos. Dado que la media geométrica de los huesos y la masa corporal están muy relacionadas ($R^2 = 0,94$; $p < 0,001$), puede deducirse un patrón general en las neognatas donde el aumento de tamaño conlleva una disminución en el grado de robustez de los huesos alares (excepto el radio).

Al analizar la muestra completa de aves basales no se aprecia la existencia de una relación significativa entre el cambio conjunto en robustez de los tres elementos esqueléticos (PC1) y el tamaño (Tabla 5.7). Este fenómeno se puede deber a que las variaciones en robustez del húmero, la ulna y el MC mayor no se producen conjuntamente a lo largo del clado. Así, el patrón alométrico negativo de las neognatas se observa también desde las aves más basales en la ulna (Tabla 5.8). En cambio, esta tendencia aparece en el húmero a partir del clado formado por *Sapeornis* y todos los Ornithothoraces basales, aunque se vuelve a perder en el grupo de Ornithothoraces basales (esto es, excluyendo a las neornitas). Por último, el MC mayor varía isométricamente en robustez a lo largo del clado hasta llegar al *crown-group*, donde aparece ya la alometría negativa (Tabla 5.8).

Exceptuando a *Caudipteryx*, que presenta un miembro anterior muy robusto, el resto de dinosaurios no avianos se incluyen dentro del rango de variación alométrica para la robustez propio de la muestra de aves modernas, incluidos los ejemplares de Deinonychosauria corredores (*Sinornithoides*) y planeadores (*Anchiornis* y *Microraptor*) (Fig. 5.5). Estos tres taxones muestran valores intermedios de robustez en los huesos de la extremidad anterior.

Entre las aves basales, la relación entre robustez de los huesos y tamaño muestra una disparidad notable, como se aprecia en la figura 5.5. En relación a sus parientes deinonicosaurios, el esqueleto del ejemplar de *Archaeopteryx* de Solnhofen es más robusto para su tamaño, mientras que el resto de los arqueopterígidos analizados son relativamente más gráciles. Los especímenes de *Archaeopteryx* parecen mostrar un patrón opuesto al observado en las neognatas voladoras, como evidencia el hecho de que el ejemplar de Solnhofen (el de mayor tamaño) tenga la mayor robustez, mientras que el de Eichstätt (el de menor tamaño) sea el más grácil junto al espécimen de Berlín. Esto parece reflejar que la alometría (intra- o interespecífica) en el seno de Archaeopterygidae se opone a la alometría evolutiva observada en las aves. Los

ejemplares de Eichstätt, Thermopolis, Londres y “Chicken wing” se agrupan con aquellas neognatas de su tamaño cuyo esqueleto alar es moderadamente grácil, mientras que el ejemplar de Solnhofen se asocia a las neognatas de alas más robustas.

Los dos ejemplares de *Jeholornis* muestran un grado de robustez alar muy alto en relación a las neognatas de un tamaño similar.

Los miembros de Confuciusornithidae también presentan huesos alares muy robustos. Este taxón, al igual que ocurre con *Archaeopteryx*, parece mostrar un patrón alométrico interespecífico opuesto a la alometría evolutiva que se observa en las aves modernas, ya que el miembro más pequeño (*Eoconfuciusornis*) es también el que presenta mayor gracilidad.

Los valores de CP1 de los miembros de *Sapeornis* indican unos huesos alares moderadamente gráciles, exceptuando al ejemplar V13396, que presenta un grado de robustez moderado. Además, todos los ejemplares se sitúan dentro del rango de las planeadoras continentales modernas.

Hueso	Clado	N	<i>b</i>	R^2	IC <i>b</i>
Húmero	<i>Stem Aves</i>	47	0,945	0,871	(0,850, 1,017)
	<i>Stem Pigostilya</i>	39	0,934	0,899	(0,818, 1,015)
	Sapeornithidae + <i>Stem Ornithothoraces</i>	32	0,889	0,923	(0,797, 0,961)*
	<i>Stem Ornithothoraces</i>	27	0,963	0,884	(0,846, 1,069)
	Neognathae	163	0,782	0,852	(0,739, 0,823)*
Ulna	<i>Stem Aves</i>	44	0,889	0,791	(0,778, 0,970)*
	<i>Stem Pigostilya</i>	37	0,85	0,827	(0,731, 0,941)*
	Sapeornithidae + <i>Stem Ornithothoraces</i>	32	0,798	0,924	(0,721, 0,883)*
	<i>Stem Ornithothoraces</i>	26	0,775	0,87	(0,659, 0,881)*
	Neognathae	163	0,788	0,864	(0,748, 0,826)*
Radio	<i>Stem Aves</i>	42	0,946	0,819	(0,801, 1,074)
	<i>Stem Pigostilya</i>	34	0,91	0,825	(0,738, 1,063)
	Sapeornithidae + <i>Stem Ornithothoraces</i>	28	0,894	0,859	(0,747, 1,022)
	<i>Stem Ornithothoraces</i>	22	1,007	0,817	(0,840, 1,156)
	Neognathae	163	1,024	0,868	(0,965, 1,081)
MCII	<i>Stem Aves</i>	39	0,978	0,8	(0,817, 1,090)
	<i>Stem Pigostilya</i>	32	0,976	0,802	(0,793, 1,100)
	Sapeornithidae + <i>Stem Ornithothoraces</i>	26	0,912	0,841	(0,758, 1,018)
	<i>Stem Ornithothoraces</i>	20	1,036	0,741	(0,858, 1,235)
	Neognathae	161	0,804	0,878	(0,767, 0,84)*

Tabla 5.8. Regresiones RMA (eje mayor reducido) entre los logaritmos de la longitud (L) y el diámetro (d) de cada uno de los huesos del ala, llevadas a cabo sobre los individuos de toda la muestra de aves (N), incluidos los fósiles. IC muestra los intervalos de confianza para la pendiente b , obtenidos mediante *bootstrapping* ($n = 2000$). * Indica aquellas relaciones significativamente diferentes de la isometría ($b = 1$).

Por su parte, las enantiornitas presentan unos huesos alares relativamente robustos, dentro del rango de variación de las aves modernas que desarrollan un vuelo intermitente balístico. La enantiornita de menor tamaño, *Rapaxavis*, es también la más robusta, mientras que *Otogornis* (la segunda mas grande) es la más grácil.

Por último, las ornituromorfos basales muestran el mayor grado de disparidad. Así, los ejemplares más pequeños, *Hongshanornis* y *Longicrusavis*, son los más robustos y, al igual que las enantiornitas de su tamaño, puntúan dentro del rango de variación de las voladoras balísticas modernas. *Gansus*, pese a ser uno de los ejemplares más pequeños, es mucho más grácil que el resto. El mediano *Yixianornis* y los más grandes *Zhongjianornis*, *Yanornis* y *Jianchangornis* muestran todos ellos huesos alares de robustez intermedia, coincidiendo con el rango de las aleteadoras continuas tipo anseriformes y con las buceadoras propulsadas por sus alas de tamaño mediano a pequeño (Fig. 5.5).

5.2. Interpretación funcional del cambio alométrico en robustez

En general, el aumento de tamaño conlleva en los tetrápodos terrestres un aumento en la longitud y el grosor de los huesos apendiculares (Alexander *et al.* 1981, McMahon y Bonner 1986, Christiansen 1999a, Blob 2000, García y Da Silva 2006, Campione y Evans 2012, Martín-Serra *et al.* 2014), implicados en el soporte de la masa corporal y en la locomoción. Esto se observa también en las extremidades posteriores de las aves y los terópodos no avianos (Prange *et al.* 1979, Maloii *et al.* 1979, Alexander 1983, Bennet 1996, Olmos *et al.* 1996, Christiansen 1999b, García y Da Silva 2006, Campione *et al.* 2014). Sin embargo, en el caso de la extremidad anterior de las aves modernas, cuando el húmero y la ulna aumentan en longitud, disminuyen en grosor (Prange *et al.* 1979, Casinos y Cubo 1994 y Olmos *et al.* 1996) o, lo que es lo mismo, las aves más pequeñas suelen tener ambos elementos relativamente más robustos que las más grandes. Los análisis realizados aquí confirman la existencia de este patrón en

las aves modernas para el húmero y la ulna. Pero, además, los resultados indican que lo que varía con el tamaño corporal es la robustez conjunta de los elementos sustentadores del ala, es decir, el húmero, la ulna y la parte distal del carpometacarpo (el metacarpal mayor o MCII).

El aumento en longitud de los elementos del miembro anterior conlleva un aumento en la envergadura (B) y el alargamiento (AR) del ala, lo que reporta un beneficio aerodinámico para el ave debido a que se reduce la resistencia inducida y la potencia mecánica necesaria para el vuelo (ver Cap.1, ap.2.1). Pero el aumento de tamaño implica también que el ala soporta mayores esfuerzos en las maniobras y un mayor alargamiento se traduce igualmente en que los esfuerzos flectores sean mayores (Álvarez *et al.* 2001, Pennycuick 2008). Dado que los elementos más robustos pueden resistir mayores cargas (ver ap. 1.1 de este capítulo), ¿por qué los huesos alares de las aves aumentan el grosor de sus diáfisis con una pendiente menor de la esperada por similitud geométrica respecto al cambio en longitud? Por una parte, el movimiento oscilatorio del ala genera un momento inercial que es proporcional al peso y la longitud de los elementos alares. El aumento de longitud del húmero, de la ulna y del CMC supone un incremento de los brazos de palanca del sistema. Un aumento isométrico del grosor de la diáfisis conllevaría alas más pesadas, que incrementarían mucho su momento inercial (Van den Berg y Rayner 1995). Por tanto, la disminución relativa del diámetro de la diáfisis surgiría como una compensación al aumento en longitud del hueso, disminuyendo el momento de inercia respecto a un cambio isométrico o alométrico en sentido opuesto. Si disminuye el momento de inercia, la potencia necesaria para volar es menor (Swartz 1997). Además, unos elementos más pesados requerirían de una mayor cantidad de músculo para controlar y mover el ala, lo que incrementaría notablemente el peso del ave. Esto sería otro inconveniente, ya que, a igualdad de forma, un ave más pesada requiere relativamente más potencia desde los músculos para poder volar (ver Cap.1, ap.2.2; Pennycuick 2008). En definitiva, la relación alométrica observada entre la longitud y el diámetro de la diáfisis del húmero, la ulna y el MCII permite aumentar el tamaño del ave reduciendo los inconvenientes energéticos que se derivan del vuelo, tanto del aumento del momento inercial del ala como del incremento de masa corporal.

¿Significa esto que los huesos de las aves más grandes soportan peor los esfuerzos? Un hueso más robusto soporta mejor por lo general los esfuerzos, porque

reduce los momentos de fuerza. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la resistencia flexural y torsional vienen también moduladas por los parámetros I y J , que dependen de la forma del corte transversal del hueso y del grosor de su pared cortical, respectivamente (ver ap. 1.1 de este capítulo). Estos parámetros no se tuvieron en cuenta para los análisis debido a la gran dificultad de tomarlos en los fósiles (sería necesario un sincrotrón o un microtomógrafo). De Margerie *et al.* (2005) mostraron que la circularidad, el grosor de la pared cortical y la orientación de las fibras de colágeno permiten que los huesos de las aves voladoras modernas se adapten a soportar los esfuerzos de flexión y, sobre todo, los de torsión generados durante el vuelo. Sin embargo, la relación entre estas variables y el tamaño corporal no es significativa (De Margerie *et al.* 2005). Por tanto, es razonable pensar que entre dos aves geoméricamente idénticas, los huesos alares más robustos de la más pequeña se verían menos estresados durante el vuelo que los más gráciles del ave de mayor tamaño.

El cambio alométrico en robustez/gracilidad que presentan conjuntamente el húmero, de la ulna y del MCII se observa en toda la muestra de neognatas, pero varía cuando se analizan los tipos básicos de vuelo. Así, la relación entre la robustez esquelética del ala y el tamaño de las aves que vuelan mediante aleteo continuo (CF) es muy poco significativa, lo que probablemente se debe a que es un grupo no monofilético muy amplio, que incluye aves de un gran variedad de tamaños, cuyos huesos soportan diferentes grados de estrés, desde las aves poco voladoras (Galliformes) que tienen huesos relativamente robustos hasta los limícolas aleteadores, que los tienen muy gráciles. En las neognatas que desarrollan un vuelo ondulatorio (FB), el cambio de robustez tampoco está asociado al tamaño, lo que se puede deber a que su manera de volar permite un rango de tamaño bastante limitado. En el vuelo balístico, al final de cada fase de caída, las alas del ave tienen que soportar un peso mayor que el de su propia masa corporal (ver Cap.1, ap.2.4), por lo que requieren de huesos robustos y un tamaño corporal pequeño a mediano.

Las aves predominantemente planeadoras (S) muestran el patrón de cambio alométrico general de las neognatas, diferenciándose en que las planeadoras oceánicas presentan elementos más gráciles que las planeadoras terrestres. Esto es congruente con el hecho de que las primeras estarían menos adaptadas a soportar cargas en el ala (De Margerie *et al.* 2005, Simons *et al.* 2011), debido a que durante su vuelo permanecen largos períodos sin aletear (Del Hoyo 2004). La diferencia de robustez entre los dos

tipos de planeadoras podría estar acentuada por el hecho de que la mayor parte de las planeadoras continentales son capaces de transportar en vuelo cargas adicionales (vg. las rapaces, presas o ramas grandes en el caso de las cigüeñas).

Por último, el grupo de las aleteadoras-planeadoras (FG) tiene un aumento de gracilidad asociado al tamaño mucho más acusado que el patrón general observado en las neognatas. Sin embargo, este resultado está sesgado por la presencia dentro de esta categoría de dos grupos cuyos huesos soportan diferentes grados de estrés. Por un lado se encuentran los vencejos, que son relativamente pequeños y presentan los huesos alares más robustos entre las neognatas. Son aves hipervoladoras que cazan en vuelo, con una capacidad de maniobra muy elevada, por lo que sus huesos soportan muchos esfuerzos. Por el otro están las gaviotas y sus afines (charranes, págalos, etc.), que son de mayor tamaño que los vencejos y tienen huesos alares muy gráciles. Estas aves realizan vuelos activos, pero también emplean con frecuencia el planeo dinámico sobre corrientes de aire marinas, lo que supone que sus huesos soporten relativamente menos esfuerzos que los vencejos.

Desde un punto de vista evolutivo, la longitud de la extremidad anterior de las aves basales se escala positivamente con el tamaño corporal, rompiendo el patrón alométrico negativo observado en el resto de los terópodos (Dececchi y Larsson 2013). Los resultados obtenidos aquí muestran que este alargamiento del quiridio anterior habría venido acompañado de una disminución en la robustez de la ulna y, posteriormente, del húmero (a partir del clado formado por Sapeornithidae y por Ornithothoraces).

El vuelo es un fenómeno atemporal, sujeto a las leyes físicas y a las condiciones ambientales imperantes. Los murciélagos, el otro gran grupo de vertebrados voladores modernos, exhiben el mismo patrón alométrico de robustez observado en las neognatas (Swartz 1997). No ocurre así en los pterosaurios (Brower y Veinus 1981), ni en el grupo de murciélagos vampiro (Canals *et al.* 2005), lo que probablemente se debe a su desplazamiento cuadrúpedo en tierra, que supone que sus extremidades anteriores soporten diferentes cargas a las de las aves voladoras y el resto de los quirópteros (Habib 2008). Con las características anatómicas y aerodinámicas de las aves modernas, un ave de mayor tamaño que vuela se beneficia energéticamente de la reducción relativa de robustez en sus huesos alares. Este beneficio se habría ido adquiriendo paulatinamente a lo largo del clado aviano, mostrando una adaptación para soportar los

esfuerzos generados durante el vuelo. Así, en las aves más basales el aumento de gracilidad afecta únicamente a la ulna. Posteriormente, a partir del clado Sapeornithidae + Ornithothoraces el húmero tiende también a aumentar su gracilidad con el aumento de tamaño, lo que indica que en estas formas los huesos alares estarían ya adaptados a soportar los esfuerzos de una manera más parecida a como lo hacen en las neognatas. Finalmente, los tres elementos covarían en robustez alométricamente dentro de las aves modernas.

El patrón de escalado tanto del húmero como de la ulna indica que ambos elementos disminuyen de robustez según aumenta el tamaño corporal, lo que permitió que las aves voladoras se diversificaran en tamaños corporales desde la base de Pygostylia, de forma difusiva (esto es, no direccional), según se vio en el Cap.3, ap.5. Ello podría reflejar la existencia de un evento de radiación adaptativa en la base del taxón, tal y como propusieron Benson *et al.* (2013) basándose en el aumento de la tasa de cambio morfológico en la extremidad posterior, cambio que se asocia a un aumento en la tasa de cladogénesis de Pygostylia. Así, en este momento tuvieron lugar dos cambios anatómicos que mejorarían sustancialmente la capacidad de vuelo en las aves: la reducción del pigostilo, lo que conlleva el acoplamiento funcional de la cola y las alas (Gatesy y Dial 1996), y la adquisición de una nueva configuración anatómica en el hombro, en la que tanto la escápula como el coracoides presentan una articulación que ya no es fija (Chiappe 2007, O'Connor *et al.* 2011) y donde la cavidad glenoidea se orienta más dorsalmente, lo que permite una mayor elevación del ala.

6. Cambios morfológicos no alométricos en la extremidad anterior de las aves

6.1. Variación en la cresta deltopectoral, el radio y el dedo I (CP2)

Dado que el segundo ACP incluye un mayor número de variables morfológicas que el primero, sus resultados son más resolutivos, y por ello, a partir de aquí nos centraremos en su estudio. Además, ambos análisis coinciden en la importancia de la robustez del radio, que constituye junto al tamaño de la cresta deltopectoral y la posición y longitud

del dedo alular la principal variación morfológica no relacionada con el cambio de tamaño.

Este componente de forma (CP2) separa a las aves basales, que ocupan la región positiva del eje, de las neognatas voladoras, que se sitúan en la negativa (Fig. 5.6). Esto indica que, en general, las aves basales estudiadas presentan la cresta deltopectoral más larga, el radio más robusto, la región proximal de la mano más larga y el dedo I también más largo. En cambio, la morfología recogida por el CP2 no discrimina bien los tipos de vuelo entre las neognatas modernas. No obstante, se puede destacar que las aves que tienen un vuelo balístico, y paseriformes que desarrollan otros tipos de vuelo, presentan las proyecciones más negativas en este autovector (Fig. 5.6). Esto se debe fundamentalmente a que dichas neognatas presentan un radio generalmente más grácil (Fig. 5.7A), una cresta deltopectoral relativamente más corta y un dedo alular también más corto que el resto de las aves voladoras de la muestra (Fig. 5.7B, D). En la zona positiva del eje se sitúan los vencejos, los álcidos (buceadores impulsados por las alas) y los colimbos (buceadores impulsados por los miembros posteriores). El valor de los vencejos en este CP2 se debe principalmente a que presentan una región proximal del CMC y un dedo alular largos respecto a la mayoría de las neognatas (Fig. 5.7C, D). En el caso de los colimbos, tienen una cresta deltopectoral notablemente desarrollada y una región proximal del CMC extremadamente larga (Fig. 5.7B, C). Por último, las alcas muestran los valores más positivos para el PC2, debido a que tienen una diáfisis del radio muy gruesa anteroposteriormente (Fig. 5.7A), una región proximal del CMC y un dedo I notablemente largos y una cresta deltopectoral extremadamente desarrollada (Fig. 5.7).

Entre los terópodos no avianos, el troodóntido planeador *Anchiornis* tiene uno de los valores más positivos en este autovector (Fig. 5.6), lo que se debe a que presenta un radio muy robusto (Fig. 5.7A), una región proximal del CMC muy larga y un dedo I también muy largo (Fig. 5.7C, D). En cambio, su cresta deltopectoral es menos larga que en el resto de los taxones extintos, situándose al mismo nivel que en las neognatas modernas (Fig. 5.7B). Por su parte, el otro deinonicosaurio planeador, *Microraptor*, presenta una diáfisis de radio menos gruesa (Fig. 5.7A), una región proximal del CMC más corta y un dedo alular también más corto que *Anchiornis* (Fig. 5.7C, D), por lo que obtiene puntuaciones más bajas en el CP2 (Fig. 5.6). En cambio, su cresta deltopectoral

es relativamente más larga que la de su pariente planeador, aunque se mantiene dentro del rango de las neognatas y por debajo del de las aves basales (Fig. 5.7B).

El único *Archaeopteryx* presente en el segundo análisis, el ejemplar de Thermopolis, tiene un valor para el CP2 por encima de todos los taxones analizados, excepto *Anchiornis* y los *Confuciusornis* (Fig. 5.6). Los ejemplares de Berlin, Eichstätt, Thermopolis, Londres y “Chicken wing” presentan un radio notablemente más grácil que el espécimen de Solnhofen, en el rango de algunas aves modernas (Fig. 5.7A). La longitud de la cresta deltopectoral de los especímenes de Berlin, Thermopolis, Londres y “Chicken wing” es relativamente mayor que la de todas las neognatas analizadas, a excepción de las alcas, y notablemente mayor que las crestas de *Anchiornis* y *Microraptor* (Fig. 5.7B). La región proximal del CMC de *Archaeopteryx* está menos desarrollada que en *Anchiornis*, igual que en *Microraptor* y *Confuciusornis*, y considerablemente mayor que en el resto de aves, excepto los colimbos (Fig. 5.7C). El ejemplar de Solnhofen muestra esta región del CMC notablemente más corta que el resto de los especímenes. Por otro lado, la longitud del dedo I de *Archaeopteryx* es solo similar a la de los deinoniyosaurios planeadores y *Confuciusornis*, siendo mucho más largo relativamente que en el resto de aves (Fig. 5.7D).

Ninguno de los dos especímenes de *Jeholornis* se pudo incluir en el ACP II al faltar alguna variable. Sin embargo, las medidas responsables de la variación descrita por el segundo componente sí están accesibles en estos ejemplares. Se puede observar que *Jeholornis* tiene un radio muy robusto, similar al del espécimen de Solnhofen, y una cresta deltopectoral relativamente más larga que las neognatas, parecida a la de *Archaeopteryx* y los miembros basales de *Pigostylia* (Fig. 5.7A, B). En *Jeholornis*, la longitud proximal del CMC y el dedo alular están reducidas respecto a *Archaeopteryx* y *Confuciusornis*, pero siguen por encima de las voladoras modernas (Fig. 5.7C, D).

Los ejemplares de *Confuciusornis* muestran los valores más elevados del CP2 (Fig. 5.6). En estas aves basales los valores de robustez del radio y de longitud de la cresta deltopectoral son superiores a los de las aves modernas, pero se encuentran dentro del rango de variación de las aves basales (Fig. 5.7A, B). Su valor en el PC2 se debe principalmente a la presencia de un dedo alular y una región proximal del carpometacarpo muy desarrollados en comparación con el resto de las aves, a excepción de los miembros de *Archaeopteryx* (Fig. 5.7C, D).

Los sapeornítidos se solapan en el CP2 con los colimbos, alcas y vencejos, pero si se combina este eje con el CP1, entonces solo lo hacen con los colimbos (Fig. 5.6). En el ACP II, los miembros de *Sapeornis* muestran valores de dR por encima de los de las aves modernas, pero con un rango considerable de disparidad (Fig. 5.7A). La cresta deltopectoral de *Sapeornis* es similar a la de aves más basales, como *Archaeopteryx*, *Jeholornis* y *Confuciusornis*. En relación a las neognatas, su valor de $Lcdp$ es cercano al de los colimbos, menor que el de las alcas y mayor que el de los vencejos (Fig. 5.7B). *Sapeornis*, al igual que *Jeholornis*, tiene la longitud proximal del CMC y el dedo alular reducidas respecto a *Archaeopteryx* y *Confuciusornis*, pero por encima de la mayoría de aves voladoras modernas. La región proximal del CMC es cercana a la de los vencejos y alcas, pero se mantiene por debajo de la de la mano de los colimbos (Fig. 5.7C, D).

Respecto a las aves modernas, las enantiornitas tienen generalmente un radio más robusto (Fig. 5.7A), una cresta deltopectoral más desarrollada y una región proximal del CMC también mayor, aunque en estos dos últimos caracteres muestran una considerable disparidad (Fig. 5.7B, C). *Protopteryx* presenta un valor en el CP2 notablemente mayor que el del resto de las enantiornitas (Fig. 5.6), lo que se debe principalmente a que esta especie tiene un dedo alular relativamente muy largo (Fig. 5.7D). Las otras tres enantiornitas incluidas en este segundo análisis, *Vescornis*, *Rapaxavis* y *Eoenantiornis*, muestran valores para el CP2 bastante más bajos que *Protopteryx* (Fig. 5.6). *Eocathayornis*, *Longipteryx*, *Eoalulavis*, *Otogornis* y *Eoenantiornis* presentan valores de $Lcdp$ por encima de las neognatas modernas, exceptuando las alcas y colimbos (Fig. 5.7B). Dentro de las aves basales, las enantiornitas son las que tienen el dedo alular más corto (Fig. 5.7D). Hay que mencionar que el dedo alular de *Rapaxavis*, al contrario que el de *Protopteryx*, es extremadamente corto y coincide con el límite inferior de las neognatas modernas.

Los miembros basales de Ornithuromorpha obtienen puntuaciones más elevadas en el segundo componente que la mayoría de las neognatas (Fig. 5.6). La longitud de la cresta deltopectoral de las formas basales de este grupo es relativamente mayor que la del resto de aves basales y modernas, exceptuando los colimbos, donde son similares, y en menor medida los álcidos (Fig. 5.7B). La región proximal del CMC de los ornituromorfos basales es relativamente más corta que en el resto de las aves basales, pero más larga que en la mayoría de las modernas (Fig. 5.7C). El género de aves extintas filogenéticamente más cercano a las aves modernas de los incluidos en el

análisis de ACP, *Gansus*, se solapa en el morfoespacio con las aves planeadoras oceánicas, como *Pterodroma* y *Fulmarus*, y con los aleteadores continuos, como *Anser*, *Oxyura* y *Fulica* (Fig. 5.6). En las variables que determinan el cambio morfológico del CP2, *Gansus* presenta valores de *dR*, *LCMCp* y *LDI* inferiores a los del resto de las ornituromorfos basales y similares a los de las neognatas (Fig. 5.7A, C, D). La longitud de su cresta deltopectoral se encuentra también por debajo de las otras ornituromorfos, pero en este caso con valores superiores a los de la mayoría de las neognatas (Fig. 5.7B).

Finalmente, el filomorfoespacio definido por los dos primeros componentes (Fig. 5.6) permite identificar patrones macroevolutivos. Partiendo desde el nodo reconstruido de todas las aves, *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* tienden a aumentar en el CP 2, es decir, estas aves incrementan la longitud de la cresta deltopectoral, la robustez del radio, la longitud del dedo alular y su distancia a la muñeca respecto a la condición ancestral. En cambio, a partir del nodo que agrupa Sapeornithidae con Ornithothoraces hay una tendencia a reducir estos caracteres, hasta alcanzar los valores más negativos en el CP 2, que son los que presentan los passeriformes modernos. La enantiornita más basal, *Protopteryx*, y el ornituromorfo *Longicrusavis* son la excepción dentro del clado mencionado, ya que muestran una tendencia que se opone al resto de los ornitotoracinos

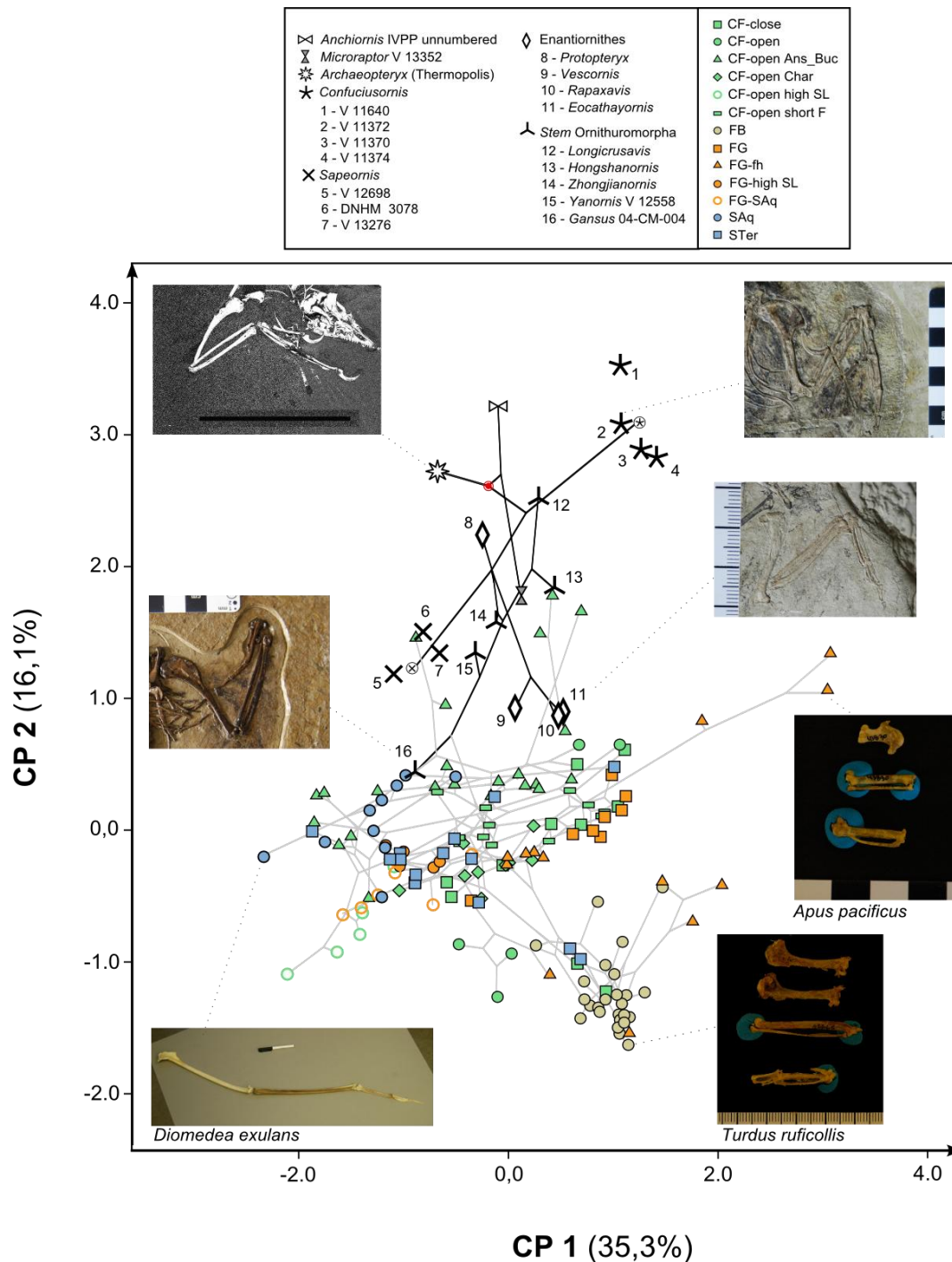


Figura 5.6. Filomorfoespacio modelado a partir de los dos primeros componentes principales del ACP II, obtenido de la matriz de correlaciones entre 21 medidas tomadas en los huesos alares. Los valores nodales se obtuvieron por el método de *square change parsimony* sobre el cladograma de la figura 5.2, con longitudes de rama igual a uno. El nodo basal aviano está marcado con un punto rojo. Las ramas negras representan linajes de deinonicosaurios y aves basales extintas, mientras que las grises representan linajes modernos dentro de Neognathae. El valor promedio de los especímenes de *Confuciusornis* y de *Sapeornis* aparece con su símbolo correspondiente más pequeño y rodeado por un círculo. La imagen del espécimen de *Archaeopteryx* de Thermopolis procede del trabajo de Bergmann *et al.* (2010). El resto de imágenes fueron tomadas por el autor. Abreviaturas igual que en la figura 5.5.

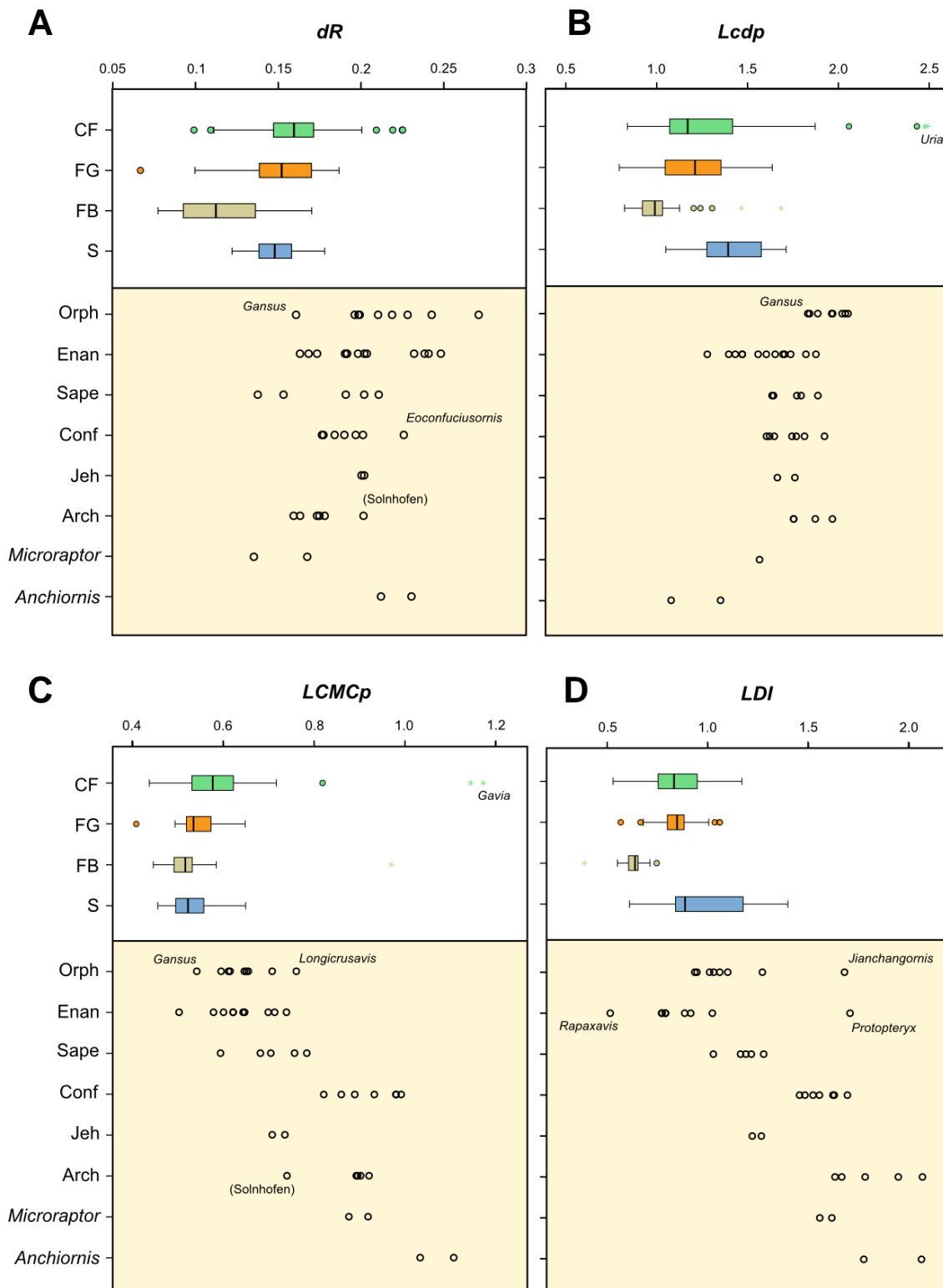


Figura 5.7. Diagramas de caja para las variables más influyentes del CP2 por separado, en los diferentes taxones basales y para los cuatro tipos de vuelo principales de las neognatas. Las variables aparecen relativizadas respecto a la MG del ala esquelética. La longitud de las cajas muestra el rango de individuos entre los percentiles del 25 y el 75%. La línea horizontal dentro de las cajas indica el valor de la mediana. Las líneas verticales muestran los intervalos de confianza

del 95% y los puntos indican valores atípicos que aparecen fuera de esos límites (*outliers*). Las aves extintas están representadas por puntos. **(A)** Diámetro de la diáfisis del radio. **(B)** Longitud de la cresta deltopectoral del húmero. **(C)** Longitud de la región proximal del carpometacarpo. **(D)** Longitud del dedo alular. Abreviaturas: Arch – Archaeopterygidae; CF – aleteadores continuos; Conf – Confuciusornithidae; Enan – Enantiornithes; FB – aleteadores con vuelo ondulatorio; FG – aleteadores planeadores; Jeh – Jeholornithidae; S – planeadores; Sape – Sapeornithidae; Orph – *stem* Ornithuromorpha.

6.2. Interpretación funcional del cambio morfológico del CP2

La parte más importante de la variación morfológica no alométrica que se observa entre las aves corresponde a un cambio conjunto en cada una de las zonas del quiridio: (1) en el brazo, cambia la longitud de la cresta deltopectoral; (2) en el antebrazo, varía la robustez del radio; y (3) en la mano, cambian la longitud de la región proximal del CMC y la del dedo I. Esta variación, que tiene implicaciones mecánicas y aerodinámicas relevantes, muestra un fuerte componente filogenético, que cambia de manera no progresiva hacia el *crown-group*, ya que se diferencian las morfologías de las aves basales, las de las neognatas y, dentro de estas últimas, las de los passeriformes, según se aprecia claramente en la figura 5.8.

(1) El patrón general que se observa en el húmero consiste en un acortamiento de la cresta deltopectoral desde las aves basales hasta el *crown-group*. La cresta deltopectoral es la superficie donde se inserta la musculatura pectoral responsable de la depresión del ala (Baumel *et al.* 1996). Considerando el ala como un sistema de palanca, donde el hombro es el fulcro, los músculos pectorales ejercen una fuerza de entrada sobre la cresta deltopectoral que se transmite, mediante la cavidad glenoidea, a lo largo de todo el ala para generar una fuerza de salida sobre la corriente de aire, que finalmente permite al ave obtener sustentación e impulso. La longitud de la cresta representa el brazo del momento de la fuerza de entrada, mientras que la longitud del ala constituye el de la fuerza de salida. A igualdad de brazo de salida, un brazo de entrada más largo permite ejercer mayor fuerza pero, a su vez, el movimiento resultante tiene menor velocidad angular (ver ap. 1.2 de este capítulo; Hildebrand y Goslow 2001, Alexander 2003). Por ello se infiere que las inserciones de musculatura pectoral en las aves basales, en cuyo húmero la cresta deltopectoral es mayor, serían mayores que las de las aves modernas, lo que les permitiría ejercer mayor fuerza de entrada, aunque el movimiento de batido sería comparativamente más lento. ¿A qué se debe el

acortamiento de la cresta deltopectoral en las aves modernas? La explicación podría estar relacionada con los cambios morfológicos del antebrazo y la mano. Así, el acortamiento de la cresta hacia el *crown-group* se asocia con la disminución en robustez del radio, así como la reducción de la parte proximal del CMC y del dedo I. Estos cambios reducen el peso del ala a nivel esquelético y tisular, lo que en consecuencia permite que disminuya el momento de inercia (Van den Berg y Rayner 1995). Dicha disminución compensa la menor fuerza que ejerce un brazo de entrada más corto. A su vez, este brazo permite a las neognatas aletear con mayor velocidad, lo que resulta beneficioso aerodinámicamente, pues un incremento de velocidad angular aumenta la sustentación (Heers *et al.* 2014). Pero, dado que la frecuencia de aleteo es proporcional a la velocidad angular, y puesto que la potencia inercial se escala con el cubo de la frecuencia de aleteo (ver ap. 1.2 de este capítulo; Van den Berg y Rayner 1995, Swartz 1997), el coste energético del vuelo (P_{mec}) de las neognatas se incrementa sensiblemente al aumentar su *fa*. Este aumento de coste energético se podría haber visto compensado por la presencia de una musculatura de vuelo más desarrollada en las aves modernas, lo que se puede asumir del mayor desarrollo del esternón y la quilla, donde se originan los pectorales (Livezey 1995, Rayner 2001, Elzanowski 2002, Nudds y Davidson 2010, Heers *et al.* 2014).

Los ornituromorfos basales tienen una quilla completamente desarrollada (O'Connor *et al.* 2011) y, sin embargo, su cresta deltopectoral es todavía relativamente más larga que en el resto de aves (Fig. 5.7B). Ya que estos fósiles conservan un radio robusto y la región proximal del CMC es en ellos más larga que en las aves modernas, por un lado, y dado que los passeriformes muestran una cresta más corta que el resto de las aves, por otro, se podría postular entonces que el acortamiento de la cresta deltopectoral, que permite mayor velocidad de aleteo, no habría sido condicionado por el presumible desarrollo de la musculatura del vuelo, sino de cambios estructurales en el ala que conllevaron una disminución del momento de inercia.

(2) El radio muestra una variación muy importante en robustez dentro del clado Aves, pero a diferencia del húmero, de la ulna y del CMC, no se debe al cambio de tamaño. El patrón general que se observa es una disminución en la robustez del radio hacia el *crown-group*, pues las aves basales presentan un radio relativamente más robusto que las neognatas voladoras y, en el seno de estas últimas, los passeriformes presentan este elemento relativamente más grácil. En el ala, el radio actúa como una biela

de empuje entre el extremo distal del húmero y el hueso radial, que se desplaza respecto a la ulna para acoplar los movimientos de la muñeca con los del codo (Hildebrand 1982, Vazquez 1994). Así, cuando el codo se flexiona, el radio empuja al hueso radial provocando la flexión de la muñeca. Con el ala desplegada, la disposición de la articulación tiende a bloquear el codo, estabilizando el ala frente a la resistencia del aire al evitar el radio la flexión de la muñeca (Raikow 1985). Por tanto, a diferencia del húmero, de la ulna y del CMC, los principales esfuerzos que soporta el radio son axiales. Esto se refleja en su histología y en una sección menos redondeada de su diáfisis (Cubo y Casinos 2000, De Margerie 2002). La resistencia a estos esfuerzos depende de las propiedades histológicas y del diámetro de la diáfisis. Así, una sección grande de hueso soportará mayores esfuerzos axiales que una pequeña (Hildebrand y Goslow 2001). De esta forma, la presencia de un radio más robusto en las aves basales indicaría una mayor capacidad de soportar el estrés axial que en las aves modernas. En cambio, un radio menos robusto permite disminuir el momento inercial del ala, lo que resulta ventajoso energéticamente, como se vio anteriormente. En definitiva, ¿por qué se produce en las neognatas una disminución de los esfuerzos axiales que soporta el radio, de manera independiente respecto al cambio en robustez experimentado por los restantes elementos del ala? La respuesta se encuentra probablemente en la aparición del proceso extensor del metacarpo alular en el clado Ornithuromorpha. En las aves modernas este proceso sirve de zona de inserción para el ligamento propatagial, que se origina en el hombro (Raikow 1985, Baumel *et al.* 1996). Dicho ligamento confiere estructura al propatagio y constituye el borde de ataque de la región proximal del ala. Con la extensión del codo, el propatagio ayuda a extender la mano “automáticamente” y, cuando el ala está completamente extendida, la tensión del propatagio evita la hiperextensión del codo y la flexión de la muñeca, como consecuencia de las fuerzas de resistencia constantes que produce la corriente de aire incidente (Brown *et al.* 1995). En las aves extintas más basales el radio soportaba mayores esfuerzos axiales, al desempeñar sus funciones sin el apoyo de un propatagio moderno, cuya carencia se infiere a su vez de la ausencia de proceso extensor. En tales condiciones, un radio más robusto sería ventajoso estructuralmente. Los ornituromorfos *Gansus* y *Apsaravis* se encuentran filogenéticamente muy cerca a las neognatas y son las aves basales que presentan ya un proceso extensor (You *et al.* 2006, Clarke y Norell 2002, O'Connor *et al.* 2011). Los fósiles estudiados de ambos taxones parecen respaldar la hipótesis

propuesta sobre el efecto del propatagio en las cargas axiales del radio, ya que estos ejemplares muestran un radio más grácil que el del resto de los ornituromorfos basales analizados, dentro del rango de valores de la mayoría de neognatas (Fig. 5.7A), lo que podría ser consecuencia de que ya estaba dotado de un propatagio.

(3) En la modificación de la mano se observa que la tendencia a la reducción de la región proximal del CMC y del dedo I hacia el *crown-group* muestra diferencias entre las aves basales y el grupo externo: los paravianos planeadores, los miembros de Archaeopterygidae y los de Confuciusornithidae presentan un CMC proximal y un dedo I más largos que los especímenes de Jeholornithidae y Sapeornithidae, y estos últimos muestran, a su vez, valores ligeramente más altos que los fósiles de Ornithothoraces. Por otro lado, los passeriformes se diferencian del resto de las neognatas solo por su dedo I, relativamente más corto. En las aves actuales, en el dedo I se insertan varias plumas, conformando el álula. Este elemento se dispone en el borde de ataque de la zona intermedia del ala, que está estructurada por los demás huesos de la mano y tiene un perfil de espesor medio (ver Cap.1, ap.2.2). El álula suaviza los gradientes de presión adversos de esta zona y retrasa la entrada en pérdida del ave durante el vuelo lento (Storer 1948, Savile 1956, Álvarez *et al.* 2001, Meseguer *et al.* 2004), lo que logra de manera muy eficaz debido a que los perfiles de espesor medio, a diferencia de los otros, entran en pérdida de forma súbita con el incremento del ángulo de ataque (Fig. 1.12B; Meseguer *et al.* 2004). El álula está presente como tal en las formas más basales de Enantiornithes (*Propteryx*) y Ornithuromorpha (*Archaeorhynchus*), por lo que se puede considerar una sinapomorfía del clado Ornithothoraces (Sanz *et al.* 1996, Zhang y Zhou 2000, O'Connor *et al.* 2011). No obstante, la condición ancestral de un dedo I largo en las aves más basales también pudo retrasar la entrada en pérdida, actuando como un precursor funcional del álula moderna (Meseguer *et al.* 2008, 2012). Un desarrollo del dedo I más allá del dedo II conllevaría un rozamiento en la parte distal del ala (de perfil fino), que podría no ser tan ventajoso como cubrir solamente la región de la mano (de perfil medio). Por el contrario, un dedo I demasiado corto implicaría que no abarcara toda la longitud de la mano, por lo que no sería tan eficiente. Este fenómeno puede ser la causa de que el cambio en longitud del dedo I respecto a la longitud de la parte distal de la mano (MC mayor y dedo II) sea prácticamente isométrico en todas las aves analizadas (Tabla 5.9). Aunque conviene tener en cuenta, como indica la diferencia entre los interceptos, que las aves modernas tienen el dedo I relativamente más corto, lo

que muy probablemente se debe a la presencia de un álula moderno, donde el dedo sirve de soporte para las plumas, que son las que realizan la función de hipersustentación.

$y = a x^b$	N	R^2	a	b	IC b
Stem Aves	35	0,874	-0,625	1,051	(0,876, 1,211)
Neognathae	358	0,933	-0,933	1,127	(1,096, 1,159)

Tabla 5.9. Regresiones RMA (eje mayor reducido) entre los logaritmos de LDI (y) y de la longitud de la mano distal (x), tomada como $LCMC_d + LDII_1 + LDII_2$. Se efectuó un ajuste para la muestra de aves basales y otro para la de neognatas. Los valores de IC indican los intervalos de confianza para la pendiente (b), obtenidos mediante *bootstrapping* ($n = 2000$).

Con la aparición de este diseño moderno del álula se acorta la región proximal del CMC. Esta región abarca desde la muñeca hasta el proceso donde se inserta el dedo I, por lo que su acortamiento indica un acercamiento del álula a la muñeca y, por extensión, al cuerpo del ave. ¿Qué beneficio tiene ese desplazamiento proximal del punto de origen del dedo I? La hipótesis sugerida es que el acercamiento del álula a la muñeca permite que una mayor parte de la zona proximal de la mano quede bajo la influencia aerodinámica del álula. Al cubrir una proporción mayor de la zona del ala que presenta un perfil medio, aumenta su eficacia para retrasar la entrada en pérdida. Si nos fijamos en los colimbo actuales, estas aves muestran una distancia muy elevada entre la muñeca y el origen del álula (Fig. 5.9), lo que puede ser uno de los motivos de que sean malas voladoras y tengan tantas dificultades en el despegue y el aterrizaje (Savile 1957).

En resumen, la variación principal de naturaleza no alométrica en el ala evidencia un componente filogenético hacia el *crown-group*, con una tendencia en la que el radio disminuye en robustez, debido a que la aparición del propatagio reduce los esfuerzos axiales que ha de soportar, y el dedo I se reduce y acerca a la muñeca para mejorar sus prestaciones aerodinámicas en el control del vuelo a baja velocidad. Estos cambios morfológicos reducen el momento de inercia del ala, provocando que la musculatura de vuelo necesaria para moverla necesite una menor área de inserción, por lo que se acorta la cresta deltopectoral del húmero. Por tanto, este cambio morfológico se habría seleccionado a lo largo del clado aviano debido a dos factores: por una parte, obtener mayor ventaja mecánica en el batido del ala (gracias a la aparición del propatagio) y, por otra, aumentar el beneficio aerodinámico proporcionado por el dedo I.

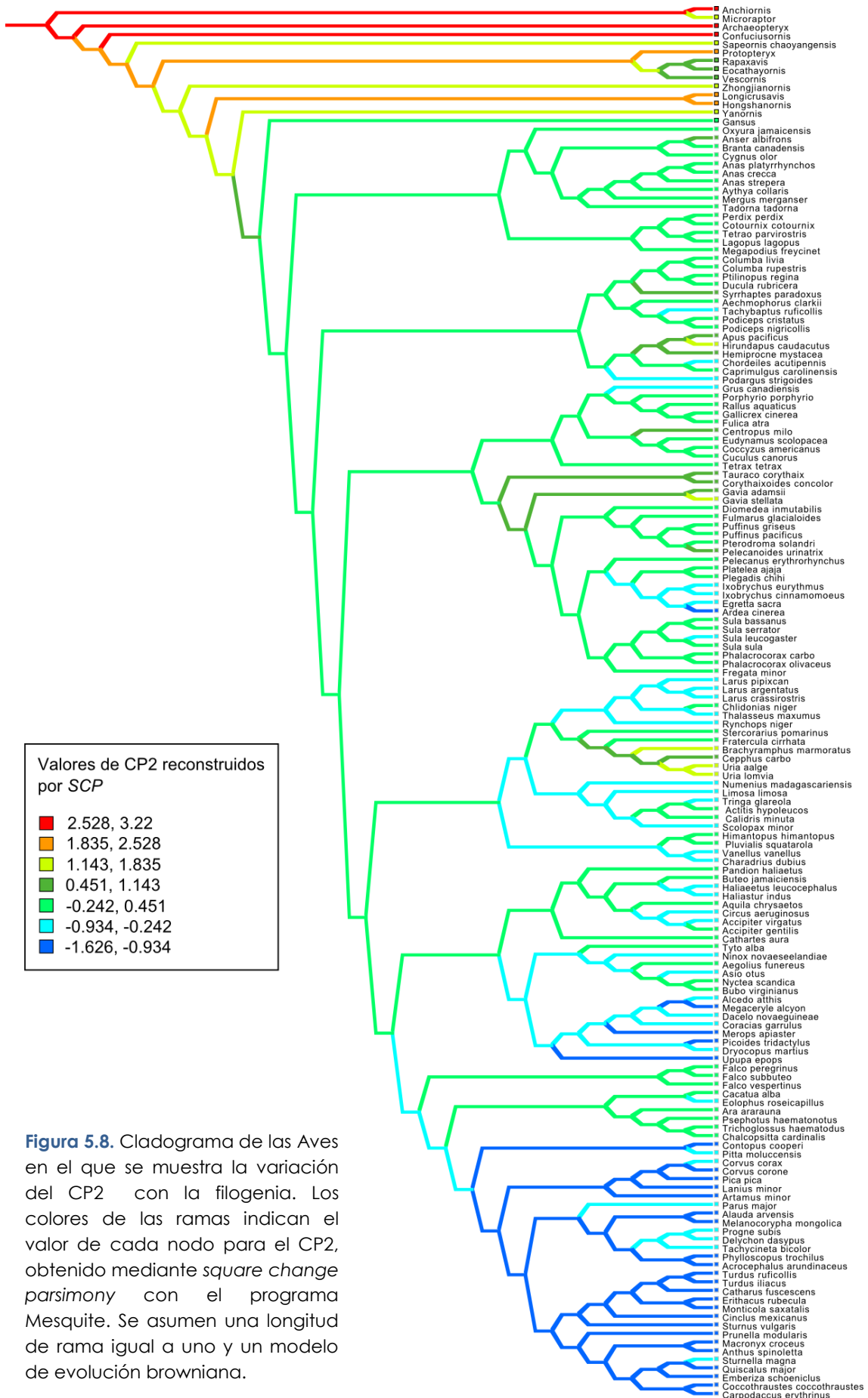


Figura 5.8. Cladograma de las Aves en el que se muestra la variación del CP2 con la filogenia. Los colores de las ramas indican el valor de cada nodo para el CP2, obtenido mediante *square change parsimony* con el programa Mesquite. Se asumen una longitud de rama igual a uno y un modelo de evolución browniana.

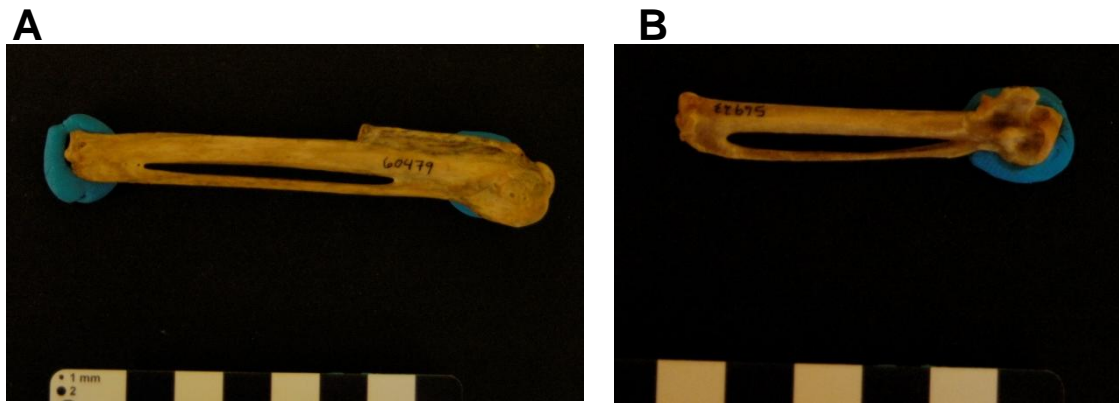


Figura 5.9. Comparación entre el carpometacarpo de un colimbo, *Gavia adamsii* (A), y el de un ánade real, *Anas platyrhynchos* (B), mostrando la diferencia respecto a la longitud y altura del metacarpo alular.

6.3. Variación en la cresta bicipital, en la altura del metacarpal alular y en la región distal de la mano (CP3)

El CP3 recoge el cambio morfológico de la parte distal de la mano (longitud de metacarpo mayor y dedo II), de la altura del metacarpo alular (incluyendo el proceso extensor cuando está presente) y del tamaño de la cresta bicipital del húmero.

El morfoespacio desplegado por el CP1 muestra que en la parte más positiva del eje CP3 aparecen las neognatas con capacidad de planeo dinámico (vg. albatros, alcatraces y gaviotas), las aleteadoras-planeadoras de alta velocidad (vencejos, aviones y chotacabras) y los aleteadores continuos de ala alargada tipo limícolas (Fig. 5.10). Estas aves presentan una longitud relativa distal de la mano (MC II y dedo II) notablemente mayor que en el resto de las voladoras modernas (Fig. 5.11C). Además, las aves FG con capacidad de planeo dinámico (gaviotas y afines) tienen una cresta bicipital muy larga (Fig. 5.11A), mientras que las FG de alta velocidad muestran un proceso extensor muy desarrollado (Fig. 5.11B). Por ello, ambas presentan las proyecciones más elevadas en el CP3. Por otra parte, las aleteadoras intermitentes FB se sitúan en la región negativa del eje (Fig. 5.10) por presentar la parte distal de la mano y la cresta bicipital relativamente más cortas que el resto de las neognatas (Fig. 5.11A). Los colimbos son las neognatas que tienen los valores más negativos para el CP3 (Fig. 5.10), debido fundamentalmente a que su *HMCa* es muy baja (Fig. 5.11B).

Anchiornis y *Microraptor* tienen puntuaciones intermedias en este autovector (Fig. 5.10). Ambos taxones muestran una cresta bicipital más corta que en la mayoría de neognatas, similar a la de las voladoras intermitentes balísticas (Fig. 5.11A). En cambio, la altura del metacarpo alular y la longitud distal de la mano se encuentran dentro del rango de variación de la mayoría de las voladoras modernas (Fig. 5.11B, C).

El ejemplar de *Archaeopteryx* de Thermopolis se sitúa en la región más positiva del autovector (Fig. 5.10). Todos los especímenes de *Archaeopteryx* tienen medidas de *Lcb*, de *HMCa* y de longitud distal de la mano que están dentro del rango de variación de la mayor parte de las aves modernas (Fig. 5.11). Su proyección en el CP3 se debe principalmente a una región distal de la mano relativamente larga (Fig. 5.11C). Las crestas bicipitales de los diferentes ejemplares de *Archaeopteryx* son ligeramente mayores que las de *Anchiornis* y *Microraptor* (Fig. 5.11A).

Pese a que no se pudieron incluir en el ACP II, los especímenes de *Jeholornis* se analizaron para cada variable relevante de este CP3. *Jeholornis* muestra una cresta bicipital, un metacarpo alular y una región distal de la mano notablemente más cortas que la mayoría de las neognatas voladoras (Fig. 5.11). También muestra valores más bajos que en *Archaeopteryx*, especialmente en lo relativo a la longitud de la porción distal de la mano.

Los ejemplares de *Confuciusornis* se proyectan en la región positiva del CP3, al igual que el *Archaeopteryx* de Thermopolis (Fig. 5.10). Estas aves cretácicas chinas presentan una cresta bicipital y una altura del metacarpo alular notablemente más desarrolladas que el resto de aves basales analizadas, así como respecto a la gran mayoría de neognatas de la muestra (Fig. 5.11A, B). La longitud de la parte distal de la mano de los confuciusornítidos es relativamente menor que la de *Anchiornis*, *Microraptor* y *Archaeopteryx*, y mayor que la de *Jeholornis* y el resto de taxones de *Pigostilya* (Fig. 5.11C). Conviene mencionar que esta región anatómica es notablemente más larga en *Eoconfuciusornis* que en los ejemplares de *Confuciusornis*.

Por su parte, *Sapeornis* se incluye en la zona negativa del CP3 (Fig. 5.10). Su cresta bicipital es la más corta de todas las aves analizadas (Fig. 5.11A). La altura del metacarpo alular es similar a la de enantiornitas y *Jeholornis*, situándose en el rango inferior de valores de los ornituromorfos. El metacarpal alular de *Sapeornis* es notablemente más bajo que el de *Archaeopteryx* y *Confuciusornithidae* (Fig. 5.11B). La longitud distal de la mano es relativamente corta, coincidiendo con el rango de valores

de las neognatas con vuelo balístico y los ornituromorfos basales. La región distal de su mano es más corta que la del resto de las aves modernas y que la de *Archaeopteryx* y *Confuciusornis*, pero relativamente más larga que en las enantiornitas y *Jeholornis* (Fig. 5.11C).

Las enantiornitas muestran los valores más bajos en el tercer componente, por debajo del resto de las aves analizadas (Fig. 5.10). Su rango de variación para el PC 3 es muy amplio, ocupando una región del morfoespacio diferente a la de la mayoría de neognatas. Dado que la enantiornita más basal (*Protopteryx*) es morfológicamente más similar al estado ancestral y dado que posteriormente *Rapaxavis*, *Longirostravis* y *Vescornis* radiaron en su propia dirección, la disparidad que se observa en el PC3 podría mostrar una tendencia propia de las enantiornitas para la morfología que recoge este componente, es decir, una tendencia a reducir conjuntamente la longitud de la región distal de la mano, la cresta bicipital y la altura del metacarpo alular (N. Campione, com. pers.).

El rango de la variable *Lcb* coincide con neognatas de vuelo balístico, los ornituromorfos basales, *Jeholornis*, *Archaeopteryx* y los deinonychosaurios planeadores. Sus valores están por debajo de los del resto de las aves modernas y *Confuciusornis*, aunque ligeramente por encima de los de *Sapeornis*. Dentro de este clado, *Otogornis* y *Longchengornis* tienen una cresta bicipital mucho más desarrollada que el resto, mientras que ocurre lo contrario con *Eocathayornis* (Fig. 5.11A). La altura del metacarpo alular es relativamente corta en las enantiornitas, coincidiendo con el rango de valores de *Sapeornis* y *Jeholornis*, pero situándose en el rango inferior del resto de las ornithothoraces. El valor de *HMCa* de las enantiornitas está claramente por debajo de los de *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* (Fig. 5.11B). *Longirostravis* muestra los valores más bajos de esta variable, junto a los modernos colimbos (*Gavia*). En cuanto a la longitud distal de la mano, las enantiornitas presentan un amplio rango de variación dentro del taxón, pero sus valores se encuentran por debajo de casi todas las restantes aves analizadas (Fig. 5.11C). *Rapaxavis* presenta los valores más extremos para este CP3 (Fig. 5.10), debido a que su mano distal es muy corta.

Los Ornithuromorpha extintos se proyectan en la región negativa del CP3, solapándose con el rango inferior de las aves modernas (Fig. 5.10). Los valores de *Lcb* coinciden con los de todos los grupos basales analizados, excepto Confuciusornithidae, y con las aves modernas de vuelo balístico, solapando además con el rango inferior de

todas las demás neognatas (Fig. 5.11A). *Jianchangornis* y *Archaeorhynchus* son los ornituromorfos basales que tienen la cresta bicipital más corta, mientras que *Gansus* presenta la más larga. Por otra parte, la altura del metacarpo alular de las ornituromorfos basales analizadas contiene un amplio rango de disparidad, pero dentro de los valores de la mayoría de las aves modernas (Fig. 5.11B). *Longicrusavis* y *Jianchangornis* tienen los valores de *HMCa* más altos, mientras que en *Gansus* aparecen los más bajos. Por último, los especímenes basales de Ornithuromorpha tienen una longitud distal de la mano similar a la de *Sapeornis* y las voladoras balísticas modernas. Su rango de longitudes es relativamente menor que en *Confuciusornis*, *Archaeopteryx* y los deinonychosaurios planeadores, así como en la mayoría de las neognatas que no desarrollan un vuelo balístico, pero se encuentra por encima del de las enantiornitas (Fig. 5.11C). Dentro de este linaje, *Archaeorhynchus* y *Yanornis* presentan la longitud relativamente más corta de la zona distal de la mano, mientras que *Gansus*, *Yixianornis*, *Hongshanornis* y *Longicrusavis* tienen las más largas.

Por otra parte, el filomorfoespacio de la figura 5.10 permite observar patrones macroevolutivos. La condición primitiva de las aves (reconstruida por SCP), así como los taxones no avianos (*Anchiornis* y *Microraptor*), se encuentran en una posición intermedia para el CP 3. Esta condición basal es seguida por una rápida “explosión” morfológica hacia los extremos del CP 3. Esto sugiere una radiación morfológica temprana en las aves (referente al CP 3) seguida por un potencial descenso de las tasas evolutivas en el grupo corona (Neognathae), exceptuando a las aves que vuelan mediante FG-fh y FG-SAq, las cuales exploran regiones del morfoespacio no ocupadas por las formas más basales.

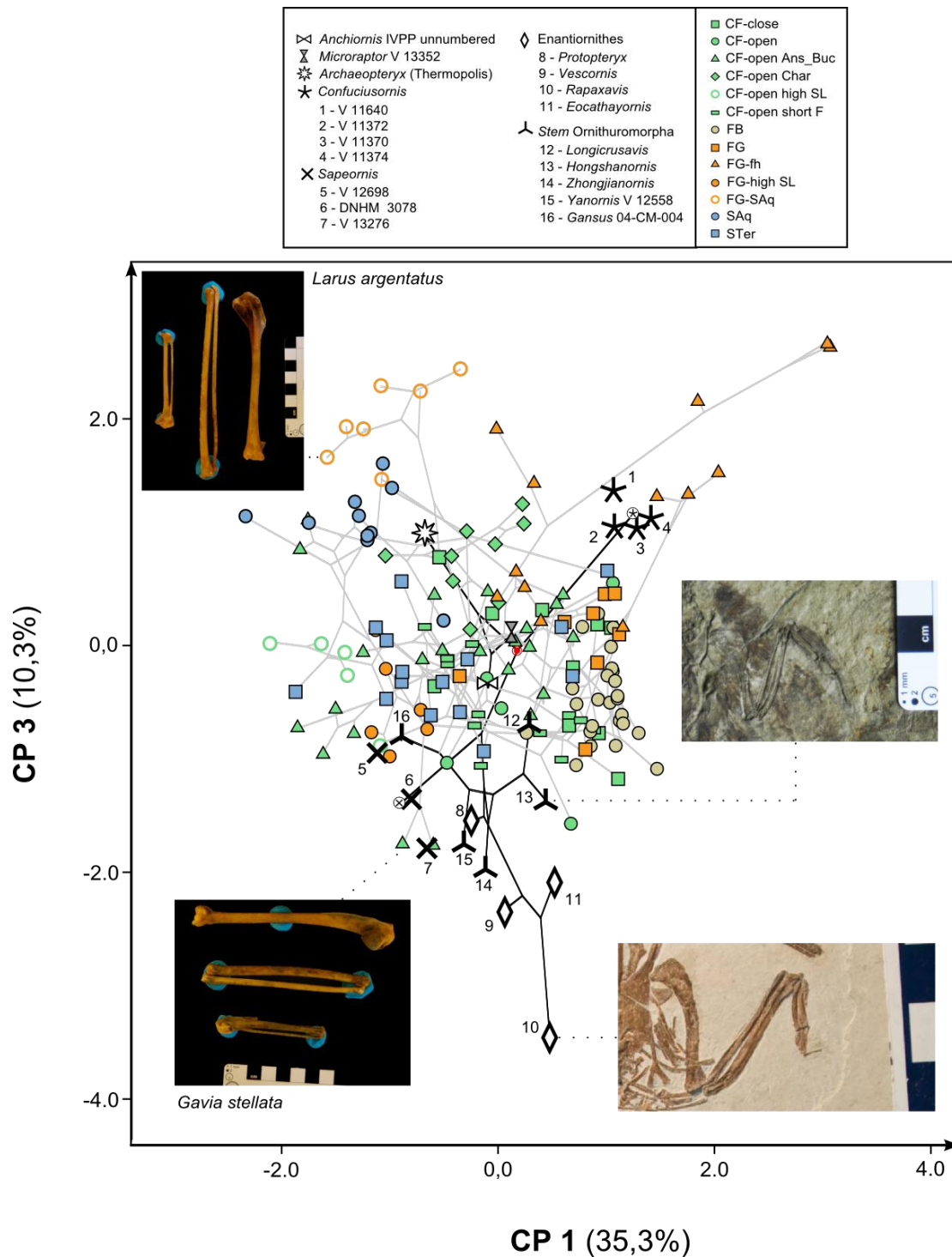


Figura 5.10. Filomorfoespacio del CP1 y CP3, extraídos del ACP II, a partir de la matriz de correlaciones de 21 medidas tomadas en los huesos alares. Los valores nodales se obtuvieron por el método de *square change parsimony* sobre el cladograma de la figura 5.2. El nodo basal aviano está marcado con un punto rojo. Las ramas negras representan linajes de deinonychosaurios y aves basales extintas, mientras que las grises representan linajes modernos dentro de Neognathae. El valor promedio de los especímenes de *Confuciusornis* y de *Sapeornis* aparece con su símbolo correspondiente más pequeño y rodeado por un círculo. La imagen de *Rapaxavis* fue cedida por Jingmai O'Connor. El resto de imágenes fueron tomadas por el autor. Abreviaturas igual que en la figura 5.5.

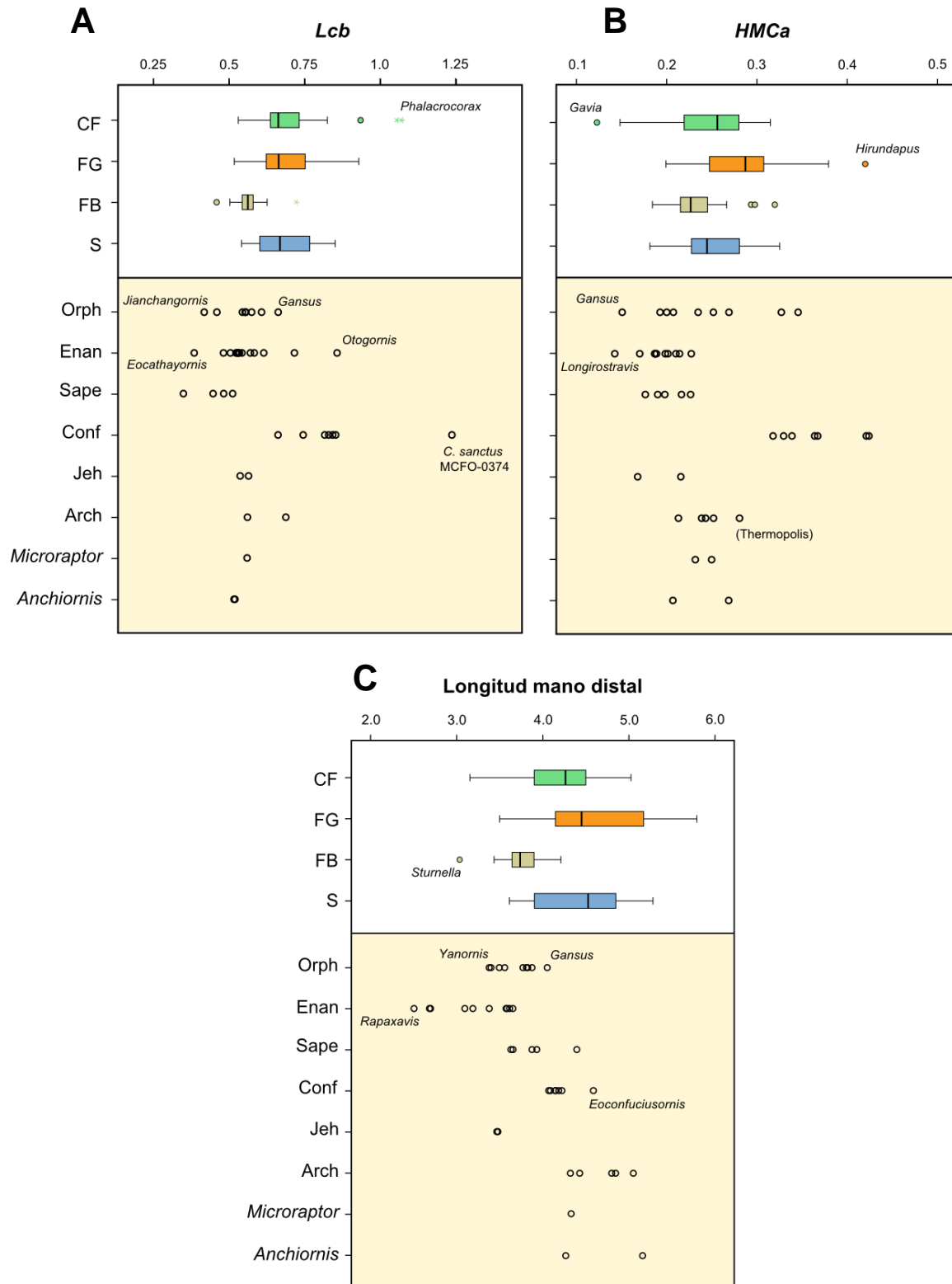


Figura 5.11. Diagramas de caja que muestran el cambio por separado en las variables más influyentes del CP3 para los diferentes taxones basales y los cuatro tipos de vuelo principales de las neognatas. Las variables se relativizaron respecto a la MG del ala esquelética. La longitud de las cajas muestra el rango de individuos entre los percentiles del 25 y el 75%; la línea horizontal dentro de las cajas indica el valor de la mediana; las verticales muestran los intervalos de confianza del 95%; los puntos indican valores que están fuera de esos límites (*outliers*). Las aves extintas están representadas por puntos. **(A)** Longitud de la cresta bicipital del húmero. **(B)** Altura

del metacarpo alular, incluyendo el proceso extensor si está presente. (C) Longitud de la región distal de la mano, definida como: $LCMCd + LDII_1 + LDII_2$. Abreviaturas como en la figura 5.7.

6.4. Interpretación funcional del cambio morfológico del CP3

Otra parte importante de la variación morfológica de carácter no alométrico en las aves, que también tiene implicaciones mecánicas y aerodinámicas, es el cambio de longitud distal de la mano asociado a la variación de la cresta bicipital y la altura del metacarpo alular (incluido el proceso extensor cuando está presente), variables recogidas por el CP3.

Dentro de las neognatas, las que llevan a cabo periodos de vuelo muy prolongados (vg. vencejos, albatros, gaviotas y limícolas) presentan la parte distal de la mano (MC II y dedo II) comparativamente más larga que el resto. Manteniendo la longitud del ala fija con relación a la del resto de elementos, la elongación del metacarpo II y del dedo II de la mano conlleva que aumente la parte distal del ala (desde la muñeca hasta la punta de la primaria mayor), lo que permite incrementar la envergadura y el alargamiento alar. Desde un punto de vista aerodinámico, una mayor envergadura reduce la potencia inducida (P_{ind}), mientras que un mayor alargamiento disminuye la potencia de perfil (P_{pro}) y la resistencia inducida (C_{Di}). Todo ello resulta en un beneficio energético para estas aves, al requerir menos potencia mecánica (P_{mec}) para volar (ver Cap I, ap. 2.1).

Por el contrario, las neognatas con vuelo intermitente del tipo paseriformes presentan una región distal de la mano comparativamente más acortada, lo que se traduce en que la envergadura y el alargamiento del ala son también menores. Estas aves, al ser de pequeño tamaño y presentar una menor carga alar, tienen requerimientos energéticos más bajos. Sin embargo, la resistencia de perfil que generan sus alas es mayor en términos relativos (Bruderer y Boldt 2001). Por ello, su tipo de vuelo les beneficia, ya que las alas están totalmente pegadas al cuerpo en la fase balística y no producen resistencia. Pese a ello, este vuelo FB sigue siendo el más costoso (Pennycuick 2008). El beneficio que obtienen, tanto estas aves como otras neognatas que tienen la parte distal de su mano relativamente corta (vg. martines pescadores, rapaces diurnas y nocturnas, galliformes, cucos, etc.) es que la región distal del ala, cuyo perfil es de espesor medio y fino, se reduce respecto a la parte proximal, de perfil

grueso. Dado que los perfiles gruesos soportan mejor las turbulencias generadas al aumentar el ángulo de ataque a bajas velocidades, mientras que los de espesor fino están mejor diseñados para velocidades elevadas (Álvarez *et al.* 2001, Meseguer *et al.* 2004), las alas de estas aves están adaptadas al vuelo lento y la maniobra. Por tanto, se puede concluir que unas alas con la región distal de la mano más larga permiten llevar a cabo periodos de vuelo prolongados y a velocidad elevada, mientras que si esta región se acorta entonces se favorece un mayor control y maniobrabilidad a baja velocidad.

El cambio en la longitud distal de la mano viene acompañado de un desarrollo diferencial de la cresta bicipital del húmero. Esta cresta sirve de origen para el bíceps braquial, que se encarga de flexionar el codo (Raikow 1985). Como este movimiento flexiona también la muñeca (debido al movimiento del radio descrito anteriormente), la función del bíceps es plegar el ala. Se puede observar que las aves mencionadas, cuyo MC II y dedo II son más largos, muestran también una cresta bicipital más desarrollada que las aves con manos acortadas distalmente. Este fenómeno se puede deber a que la flexión de un ala cuya región distal es mayor debería requerir de una fuerza de entrada de mayor magnitud (esto es, un bíceps más desarrollado) que en el caso de un ala con la región distal relativamente reducida.

Al depender la envergadura y el alargamiento también del resto de elementos del ala, para interpretar funcionalmente la variación de la mano distal en las aves extintas habrá que tener en cuenta la relación entre la longitud de ala esquelética y la longitud de la pluma primaria más larga, que se muestra en la figura 5.12.

La región distal de la mano de los deinonichosaurios *Anchiornis* y *Microraptor*, así como la de los ejemplares de *Archaeopteryx*, es alargada y mayor que en el resto de las aves basales. En el caso de *Microraptor*, como su pluma primaria no es excesivamente corta, el tamaño de ala distal pudo beneficiarle energéticamente para realizar planeos relativamente prolongados. El pequeño tamaño de su cresta bicipital es indicativo de que en vuelo apenas flexionaría el ala, como es esperable de su condición de planeador (Xu *et al.* 2003, Alexander *et al.* 2010, Evangelista 2014). Por otro lado, la relativamente alargada zona distal de la mano de *Archaeopteryx* está acompañada de una cresta bicipital mayor pero se sugiere, coincidiendo con Wang *et al.* (2011a), que su primaria mayor sería relativamente más corta que la de la mayoría de las neognatas que presentan su misma longitud esquelética (Fig. 5.12). Por tanto, la configuración de *Archaeopteryx*, con manos relativamente alargadas y primarias cortas, no se traduciría

en un alargamiento relativamente mayor, por lo que no habría beneficios energéticos para los vuelos prolongados. En cambio, esta configuración, unida a la forma elíptica en planta de sus alas, estaría más acorde con una cierta capacidad de vuelo lento.

Los ejemplares de Confuciusornithidae tienen una región distal de la mano relativamente alargada, con una pluma primaria también larga (Fig. 5.12), acompañada de una cresta bicipital bien desarrollada. Estas aves, por tanto, presentaban una región distal del ala relativamente grande, que les otorgaba un alargamiento y una envergadura relativamente altos. Esta condición les podría permitir llevar a cabo vuelos prolongados, ya que la potencia mecánica que necesitaban era menor. Además, como la región distal del ala es de perfil fino, este rasgo les capacitaba aerodinámicamente para volar a velocidades relativamente elevadas.

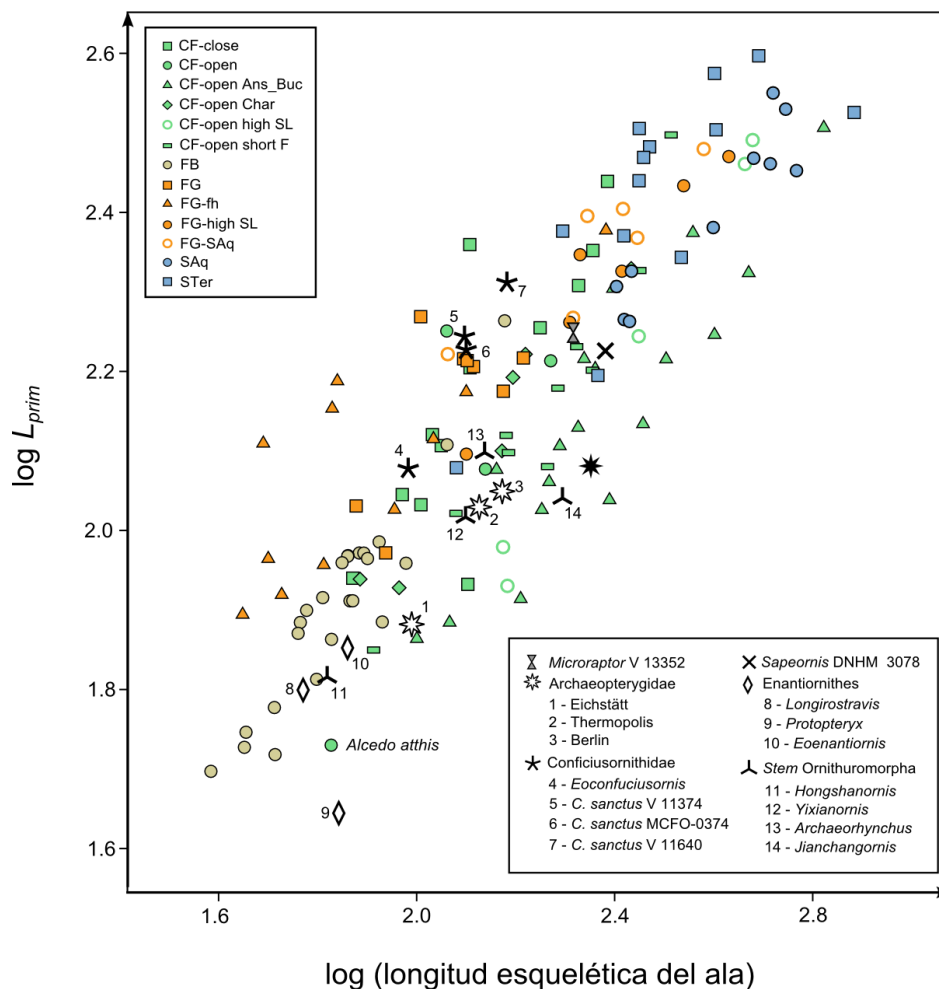


Figura 5.12. Diagrama bivalente que muestra la relación entre el logaritmo de la longitud esquelética del ala ($LH + LU + LCMC + LDII_1 + LDII_2$) y el logaritmo de la longitud de la primaria más larga (L_{prim}). Abreviaturas igual que en la figura 5.5.

Los ejemplares de *Sapeornis* presentan la parte distal de la mano relativamente corta y una cresta bicipital muy reducida (la menor del clado aviano). La longitud de su primaria mayor es intermedia para el tamaño de su extremidad (Fig. 5.12). Tanto la longitud de esta pluma como la de la región distal de su mano, se encuentran dentro del rango de valores de las planeadoras modernas, aunque coincidiendo con el límite inferior. De ello se deduce que el beneficio aerodinámico en vuelo pudo ser similar en estas aves basales (o ligeramente inferior) al que obtienen algunas planeadoras modernas. La cresta bicipital, extremadamente reducida, podría indicar que flexionaba poco el ala. Por tanto, es probable que los *Sapeornis* pudieran llevar a cabo vuelos de planeo moderadamente prolongados, en los que las alas estarían casi permanentemente extendidas.

Los demás ejemplares de aves basales, pertenecientes a Jeholornithidae, Enantiornithes y Ornithuromorpha, muestran la parte distal de la mano y la cresta bicipital también relativamente cortas, comparables a las de las neognatas de vuelo intermitente balístico. En este caso, su primaria mayor es también relativamente corta, especialmente en *Jeholornis* y *Protopteryx* (Fig. 5.12), por lo que estas aves tendrían mejores condiciones para el vuelo a baja velocidad. El tamaño de *Jeholornis*, unido a una región distal del ala relativamente corta, se traduce en una envergadura reducida, por lo que su vuelo sería bastante costoso, no siendo probable que realizase vuelos prolongados. Las enantiornitas muestran una longitud de la región distal de la mano extremadamente corta, incluso menor que en las neognatas de vuelo balístico, lo que resulta en una región distal del ala y una envergadura relativamente menores que en estas aves modernas. Como hemos visto, el vuelo balístico permite a las aves pequeñas reducir la resistencia de perfil generada por sus alas (Pennycuick 2008), mayor en términos relativos que en las aves más grandes (Bruderer y Boldt 2001). Las enantiornitas, que son, en general, de tamaño comparable a la mayoría de passeriformes, habrían reducido su ala distal para reducir con ello su envergadura y, por tanto, su resistencia de perfil. Dado que apenas hay passeriformes que presenten una longitud distal de ala tan corta, se puede considerar que este carácter de las enantiornitas sería una solución estructural para obtener un beneficio energético mediante un aleteo continuo, como alternativa al desarrollo del vuelo balístico por parte de los passeriformes y piciformes actuales. Esta hipótesis sería también aplicable a los martines pescadores

(*Alcedo*), ya que son de tamaño pequeño, vuelan mediante aleteo continuo y presentan una región distal de la mano y una primaria más cortas que los voladores FB.

Por último, la variación de la altura del metacarpal alular también es importante en este componente. Sin embargo, no se encontró un sentido funcional claro para este cambio morfológico. El metacarpal alular y el proceso extensor, que desarrollan los grupos más modernos, sirven de inserción para los músculos extensores de la muñeca (Baumel *et al.* 1996), incluido el ligamento propatagial. Sin embargo, el hecho de que este metacarpal varíe de morfología en las diferentes aves basales (ver matriz de caracteres en O'Connor *et al.* 2011), incluyendo la aparición del proceso extensor en los ornituromorfos más modernos (Clarke y Norell 2003), podría indicar cambios de difícil interpretación funcional a partir de lo que se observa en las aves modernas.

6.5. Variación en la curvatura de la ulna y la robustez de la mano (CP4)

Este componente indica principalmente un aumento en la curvatura de la ulna, acompañado de un acortamiento de la primera falange del dedo II y un aumento de la anchura anteroposterior del CMC (valores positivos para *HCMa*, *HCMCp*, *H_{im-dMCIII}*).

En la zona negativa del CP4 se sitúan las planeadoras oceánicas, los paseriformes de todos los tipos de vuelo y las aves adaptadas al buceo, ya sean propulsadas por sus extremidades posteriores o por sus alas (Fig. 5.13). Este fenómeno se debe principalmente a que presentan ulnas muy poco curvadas (Fig. 5.14A), excepto Gaviiformes y Podicipediformes (buceadoras propulsadas por los miembros posteriores), cuya curvatura ulnar es intermedia pero se proyectan en esta región al presentar valores de *HCMa* extremadamente bajos (Fig. 5.11B). Por el contrario, en la zona más positiva del eje se incluyen las aleteadoras continuas no buceadoras, los planeadores terrestres (excepto *Corvus*, que son paseriformes) y los aleteadores-planeadores no paseriformes, aunque hay que mencionar que, entre estos últimos, los que tienen capacidad de planeo dinámico ocupan una región intermedia (Fig. 5.13). Los valores de los dos primeros grupos se deben a que tienen una ulna bastante curvada y una primera falange del dedo II relativamente corta (Fig. 5.14A, B). Las aleteadoras-planeadoras muestran un rango de variación amplio para ambas variables. Dentro de este grupo, las rapaces nocturnas, las palomas y los cucos también tienen ulnas más

curvadas y una primera falange más corta. Las aves FG con capacidad de planeo dinámico presentan una ulna bastante curvada, pero la primera falange del dedo II es relativamente muy larga. Por último, las aleteadoras planeadoras de alta velocidad (no paseriformes) muestran, en general, ulnas poco curvadas, una primera falange del dedo II muy larga y un proceso extensor muy desarrollado.

Los deinonicosaurios planeadores, *Anchiornis* y *Microraptor* se incluyen en la zona más negativa del eje (Fig. 5.13). Ambos presentan ulnas poco curvadas, especialmente en el caso de *Anchiornis* (Fig. 5.14A). La primera falange del dedo II de *Anchiornis* es relativamente larga, a diferencia de la de *Microraptor*, que tiene una longitud intermedia (Fig. 5.14B).

El *Archaeopteryx* de Thermopolis toma también un valor negativo en el CP4, pero a diferencia de los deinonicosaurios, éste es más cercano a cero (Fig. 5.13). Al igual que los demás ejemplares de *Archaeopteryx*, su ulna presenta una curvatura intermedia entre la de las aves modernas, coincidiendo con los rangos de las planeadoras continentales (no paseriformes) y las aleteadoras continuas tipo anseriformes (Fig. 5.14A). La ulna de *Archaeopteryx* es más curvada que la de los paseriformes de cualquier tipo de vuelo, que la de las buceadoras propulsadas por sus alas y que la de las planeadoras oceánicas, mientras que es más recta que las ulnas de la mayoría de los aleteadores continuos y aleteadores-planeadores analizados, excepto los de alta velocidad. La longitud de la primera falange del dedo II se dispone dentro del rango de la mayor parte de las neognatas, pero es un poco más larga que en las aleteadoras continuas no Charadriiformes (Fig. 5.14B). *Archaeopteryx* posee una ulna ligeramente más curvada que la de *Microraptor* y bastante más que la de *Anchiornis*.

Los especímenes de *Jeholornis* presentan una ulna bastante recta, con valores similares a los de los paseriformes modernos y los buceadores que se propulsan con sus alas. Está menos curvada que en *Archaeopteryx* (Fig. 5.14A). La primera falange del dedo II es más corta que la de la mayoría de las neognatas y también que la de *Archaeopteryx* (Fig. 14B).

Los ejemplares de *Confuciusornis* se sitúan también en la región negativa del CP4 (Fig. 5.13). Su curvatura ulnar es relativamente menor que la de la gran mayoría de las neognatas analizadas y las de todas las restantes aves basales (Fig. 5.14A). Del mismo modo, la primera falange del dedo mayor de los confuciusornítidos es más larga

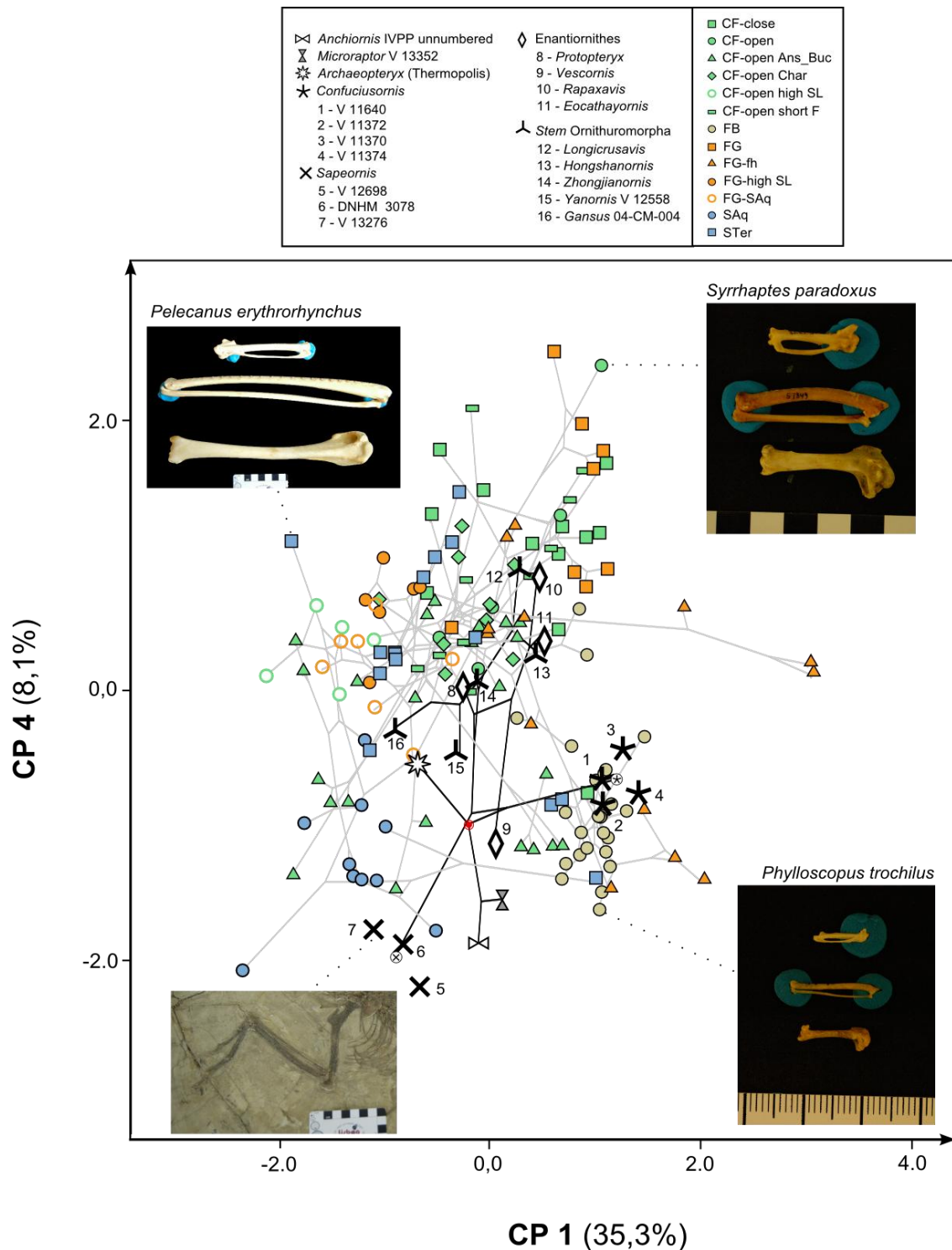


Figura 5.13. Filomorfoespacio del CP1 y CP4, extraídos del ACP II a partir de la matriz de correlaciones de 21 medidas tomadas en los huesos alares. Los valores nodales se obtuvieron por el método de *square change parsimony* sobre el cladograma de la figura 5.2, con longitudes de rama igual a uno. El nodo basal aviano está marcado con un punto rojo. Las ramas negras representan linajes de deinoncosaurios y aves basales extintas, mientras que las grises corresponden a linajes modernos de Neognathae. El valor promedio de los especímenes de *Confuciusornis* y de *Sapeornis* aparece con su símbolo correspondiente más pequeño y rodeado por un círculo. Abreviaturas igual que en la figura 5.5.

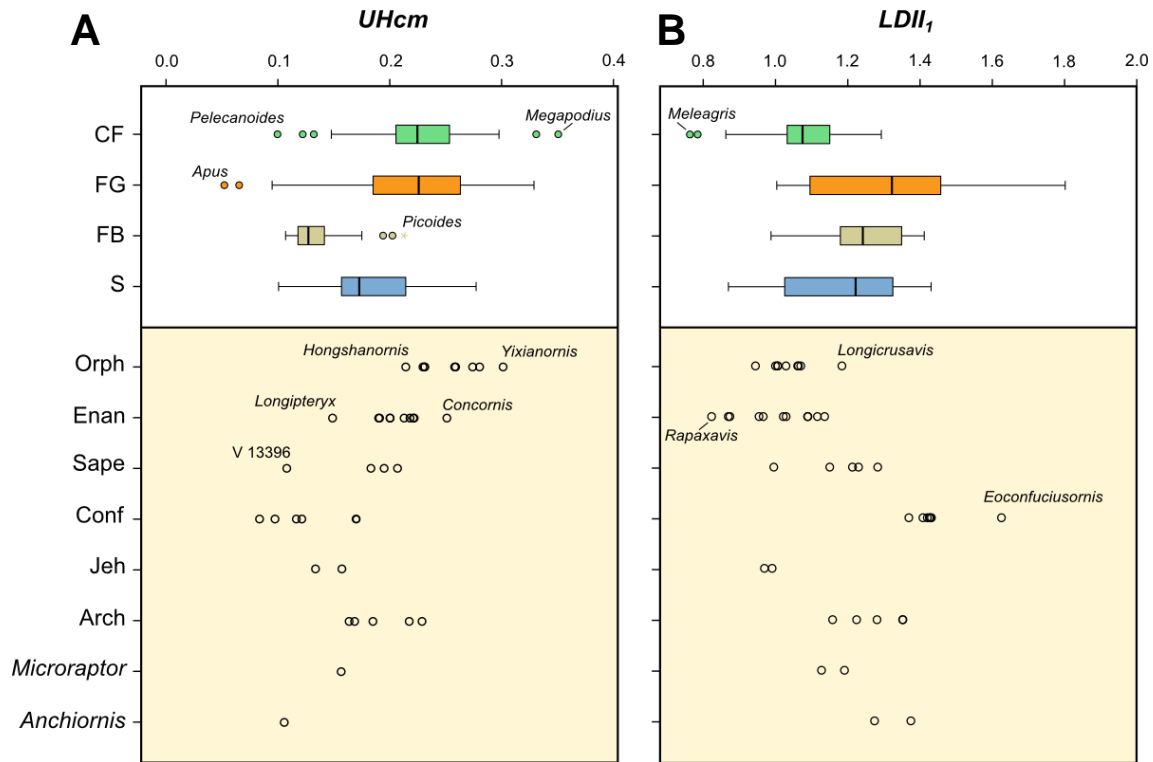


Figura 5.14. Diagramas de caja que muestran los cambios de forma incluidos en el CP4, estimados por separado respecto a la media geométrica del ala esquelética, para los diferentes taxones basales y los cuatro tipos de vuelo principales de las neognatas. La longitud de las cajas representa el rango de individuos entre los percentiles del 25 y 75%; la línea horizontal dentro de las cajas indica el valor de la mediana; las líneas verticales muestran los intervalos de confianza del 95%; los puntos indican valores que fuera de tales límites (*outliers*). **(A)** Curvatura de la ulna (UHcm). **(B)** Longitud de la primera falange del dedo mayor (LDII₁). Abreviaturas como en la figura 5.7.

que la de la mayoría de neognatas analizadas y las de todas las demás aves basales (Fig. 5.14B). En este caso, *Eoconfuciusornis* muestra una falange notablemente más larga que los ejemplares de *Confuciusornis*. Pese a tener valores extremos para ambas variables, su valor en el CP4 no alcanza niveles más negativos, pues estas aves basales también presentan valores muy altos de *HMCa* (Fig. 5.11B).

La combinación de valores intermedios de curvatura ulnar y longitud de la primera falange del dedo mayor (Fig. 5.14) con valores bajos de anchura del metacarpo alular (Fig. 5.11B) y muy bajos de *H_{im-dMCIII}* se traduce en que los fósiles de *Sapeornis* obtienen puntuaciones extremas en la zona negativa del CP4, junto a los albatros, las pardelas y el fósil de *Anchiornis* (Fig. 5.13). Los valores de la curvatura de la ulna y la falange del dedo II son similares a los de *Archaeopteryx*, aunque un poco más bajos (Fig. 5.14). Dentro de este taxón, el ejemplar V13396 tiene una ulna notablemente más

recta que el resto de los *Sapeornis*, mientras que el espécimen V13275 presenta una falange bastante más corta que la de los demás ejemplares.

Al igual que en el componente anterior, las cuatro enantiornitas analizadas muestran gran disparidad en el CP4 (Fig. 5.13). Nuevamente, *Protopteryx* presenta una morfología más cercana a la condición ancestral, que tiene un valor intermedio para el CP 4. Posteriormente hay una divergencia morfológica en la que *Rapaxavis* y *Eocathayornis* aumentan su curvatura de la ulna y reducen la longitud de la primera falange del dedo II, mientras que *Vescornis* cambia de manera opuesta.

Considerando a los demás taxones, las enantiornitas muestran una curvatura intermedia de la ulna (Fig. 5.14A). Dentro de este clado, *Concornis*, *Protopteryx* y *Rapaxavis* presentan las ulnas más curvadas, mientras que *Longipteryx* tiene la más recta. Además, las enantiornitas presentan valores bajos de $LDII_1$ (Fig. 5.14B) y de $HMCa$ (Fig. 5.11B). *Rapaxavis* muestra la primera falange del dedo más corta, mientras que *Eocathayornis* es la enantiornita que tiene dicho elemento más largo.

Los cinco miembros basales de Ornithuromorpha que se pudieron incluir en el ACP II muestran una disparidad de valores en el cuarto componente similar al de las enantiornitas. *Yanornis* y *Gansus* se proyectan en los valores negativos del eje, mientras que *Longicrusavis*, *Hongshanornis* y *Zhongjianornis*, lo hacen en los positivos (Fig. 5.13). Incluyendo al resto de los ornituromorfos basales, se observa que estos géneros poseen una ulna más curvada que la del resto de los taxones basales y la mayoría de las neognatas analizadas (Fig. 5.14A). Entre ellos, *Yixianornis* y *Archaeorhynchus* presentan las ulnas más curvadas, mientras que *Hongshanornis* y *Yanornis* tienen las más rectas. Además, estas aves basales presentan valores de $LDII_1$ similares a los de las enantiornitas y *Jeholornis*, y relativamente más bajos que en la mayoría de las neognatas y el resto de aves basales (Fig. 5.14B). *Longicrusavis* es el ornituomorfo basal que presenta una primera falange del dedo II más larga, mientras que *Archaeorhynchus* tiene la más corta.

En cuanto a patrones macroevolutivos, en el filomorfoespacio se observa que la mayoría de los taxones mesozoicos estudiados tienen valores de CP 4 mayores que la condición ancestral paraviana y aviana reconstruidas por SCP (Fig. 5.13). En cambio, los terópodos no avianos de cuatro alas y los *Sapeornis* muestran valores aún más negativos en el eje CP 4 que la condición basal. Ya que los resultados obtenidos respaldan que *Sapeornis* era un ave predominantemente planeadora (Cap.4, ap.6.4) y ya

que también parece claro que *Microraptor* y *Anchiornis* planeaban con sus cuatro alas (Hu *et al.* 2009, Chatterjee y Templin 2007, Evangelista *et al.* 2014), se puede postular que dentro de las aves no-neognatas existe una tendencia a disminuir la curvatura de la ulna y a alargar la primera falange del dedo II asociada al vuelo de planeo, mientras que las aves basales con un vuelo mayoritariamente aleteado muestran una tendencia opuesta, aumentando la curvatura ulnar y reduciendo la longitud de la primera falange del dedo mayor.

6.6. Interpretación funcional del cambio morfológico del CP4

El grado de curvatura sagital de la ulna es otra fuente importante de variación que se ha encontrado entre las aves analizadas. La curvatura de los huesos apendiculares ha sido objeto de estudio recurrentemente en diferentes grupos de tetrápodos (v.g. Swartz 1990, Jungers *et al.* 1997), incluidas las aves (v.g. Cubo *et al.* 1999). Su función parece estar más relacionada con la capacidad de alojar un mayor volumen muscular que con la de alcanzar un óptimo de deformación para resistir los esfuerzos (Lanyon 1980, Cubo *et al.* 1999). En el caso de la ulna aviana, aparte de alojar más musculatura de la mano (Videler 2005), su curvatura le permite que las plumas secundarias se inclinen hacia abajo cuando la muñeca se extiende completamente, por la acción del ligamento interremigial (Raikow 1985). Esto permite que el perfil alar adquiriera una configuración más curvada, mecanismo que aumenta la sustentación en vuelo lento (ver Cap.1, ap.2.3; Pennycuik 2008). Establecer esta inferencia funcional para las aves basales debe hacerse bajo la asunción de que en este conjunto parafilético el ligamento interremigial es similar al de las neognatas, que va desde el codo hasta la base de la primaria más externa..

Asumiendo este carácter, los confuciusornítidos serían las aves basales que podían alojar menos musculatura en el antebrazo y tendrían menor capacidad de curvar su perfil alar. Por el contrario, los ornituromorfos basales, cuya ulna está muy curvada, habrían alojado una importante musculatura de la mano y, con ello, podrían usar este mecanismo eficientemente para aumentar la sustentación durante el vuelo. Las enantiornitas tendrían un grado de curvatura ligeramente menor que los ornituromorfos basales, pero por encima de la de los paseriformes. Al igual que ocurre con los valores intermedios de curvatura de la ulna de *Sapeornis*, *Jeholornis* y *Archaeopteryx*, de

momento es una incógnita saber si este mecanismo de sustentación podría también haber sido importante en estas aves basales para controlar el vuelo lento.

Por otra parte, una ulna más curvada, acompañada de manos más robustas (lo que viene indicado por valores altos de $HCMa$, $HCM Cp$, $H_{im-dMCII}$), supone un mayor soporte estructural para las alas. Esta morfología podría constituir una estrategia alternativa al incremento en robustez del húmero, la ulna y el MC II (CP1) para soportar cargas elevadas. Por ejemplo, los passeriformes (de cualquier tipo de vuelo) y los buceadores propulsados por sus alas tienen una ulna poco curvada, pero los elementos alares son muy robustos (Fig. 5.13), lo que les permite, como hemos visto, soportar esfuerzos de torsión y flexión elevados (ver ap.5.2 de este capítulo). Entre las aves de mayor tamaño, cuyos huesos son más gráciles, los planeadores oceánicos tipo albatros muestran una ulna muy recta, mientras que otras aves de su tamaño y robustez tienen ulnas bastante más curvadas. Las planeadoras dinámicas apenas aletean, por lo que soportan esfuerzos relativamente menores que otras aves planeadoras capaces de transportar cargas adicionales en vuelo (vg. rapaces y pelícanos) o que aquellas que vuelen aleteando (vg. garzas y cormoranes). Esta diferencia no se puede explicar por la robustez de los elementos esqueléticos del ala (CP1), pero sí por el grado de curvatura de la ulna y la robustez de la mano (CP4)(ver Fig. 5.13). Por tanto, para un ave grande, que inevitablemente presenta huesos relativamente más gráciles, el incremento de la curvatura de la ulna y de la robustez de la mano podría ser una solución estructural para reforzar la resistencia del ala a los esfuerzos aerodinámicos.



CONCLUSIONES

*If I have seen further it is by standing on the
shoulders of Giants,*

*(Si he logrado ver más lejos, ha sido porque
he subido a hombros de gigantes)*

Sir Isaac Newton

Bondad de las estimaciones de la masa corporal y de los parámetros aerodinámicos en las aves basales

- Las estimaciones de masa corporal de las aves basales se han obtenido generalmente a partir de ecuaciones alométricas que emplean una sola variable esquelética (RS), y en algunos casos, a partir de la reconstrucción corporal de un ejemplar. Ambos métodos cuentan con una serie de inconvenientes de diferente naturaleza que no suelen ser tenidos en cuenta. En cambio, se puede afirmar que los modelos de regresión múltiple (RM) obtenidos en este trabajo proporcionan unas estimaciones de masa corporal para las aves basales que son probablemente más adecuadas y precisas. Esta fiabilidad se debe a que por primera vez se han analizado conjuntamente fuentes de error estadísticas, filogenéticas, ecológicas y tafonómicas, que afectan a la estimación de la masa corporal en aves basales:

- (1) los modelos derivados de medidas osteológicas se basan en la correlación entre la masa corporal y las dimensiones de los huesos, por lo que evitan las asunciones que comportan los métodos de reconstrucción corporal sobre la proporción de tejidos blandos y el volumen que tendría un organismo, en este caso un ave, que sólo se conoce a partir de su esqueleto fosilizado;
- (2) la capacidad predictiva (entre un 16,5% y un 20,2%) y de generalización de los modelos RM usados en esta memoria es mayor que la del resto de modelos comparados, excepto de uno RS (Field *et al.* 2013) que es dudosamente aplicable sobre *stem groups*, debido a que se basa en un solo carácter que parece ser muy variable a lo largo del linaje aviano (la faceta glenoidea del coracoides);
- (3) los sesgos estadísticos que pueden ser atribuidos a los modelos de RM (pesaje taxonómico desigual, falta de independencia de los datos debido al parentesco filogenético y multicolinealidad) no tienen efectos significativos sobre las funciones estimadoras obtenidas;
- (4) el método de selección empleado permite obtener subconjuntos de variables predictoras para cada grupo aviano basal, minimizando los efectos de la existencia de diferentes patrones de escalado respecto a las aves modernas, los cuales resultan de la contingencia histórica o de cambios adaptativos;
- (5) esta metodología permite también detectar la presencia de especímenes fósiles altamente afectados por las posibles alteraciones tafonómicas;

- (6) las funciones RM empleadas tampoco están afectadas por diferencias en la mecánica de locomoción.
- Los valores de envergadura alar y superficie de sustentación en las aves basales se han obtenido mediante modelos RM derivados de la misma metodología que la aplicada para generar los modelos para estimar la masa. Estas funciones también proporcionan estimaciones poco sesgadas desde un punto de vista estadístico, ecológico, filogenético y tafonómico. El error de predicción para la envergadura es muy bajo, entre 2,6% y 7,4%, y para la superficie sustentadora oscila entre 5,8% y 14,2%. Por tanto, los valores obtenidos de envergadura y superficie sustentadora estimados para las aves basales se pueden considerar adecuados.
 - Los tres parámetros aerodinámicos relevantes estudiados, carga alar, alargamiento y frecuencia de aleteo, se han calculado a partir de los valores estimados de masa corporal, envergadura y superficie de sustentación. Dado que estas tres variables son estimadas con un determinado error, la obtención de un parámetro aerodinámico a partir de dos o más estimaciones hace que dicho error se acumule. Este error acumulado se ha calibrado para los tres parámetros aerodinámicos, dando unos valores aceptables: 15,2 - 23,1% para la carga, 7,0 - 17,8% para el alargamiento y 14,1% para la frecuencia de aleteo.

Cambio morfológico de los huesos del ala y su interpretación funcional

- A pesar de que la proporción entre la longitud de los elementos esqueléticos del ala ha sido la variación morfológica más estudiada en las aves, los resultados obtenidos en este estudio muestran que dicha variación no constituye un cambio morfológico principal ni diferenciador dentro del clado aviano. Probablemente se debe a que el análisis de las proporciones entre brazo, antebrazo y mano no tiene en cuenta la repercusión funcional de otras variables en los huesos apendiculares, como el grosor de las epífisis y diáfisis, o el tamaño de las zonas de unión muscular, cuestiones que son analizadas en este trabajo, donde se concluye que más del 70% de la varianza original se concentra en cuatro cambios morfológicos.

- La principal variación morfológica del esqueleto alar aviano (~35%) es un cambio alométrico negativo en la robustez de los elementos sustentadores del ala (húmero, ulna y MC mayor), que permite que las aves voladoras aumenten de tamaño corporal al reducir los inconvenientes energéticos que se derivan del aumento en el momento de inercia del ala y su musculatura asociada.
- La principal variación de naturaleza no alométrica en el ala de las aves (~16%) evidencia un componente filogenético hacia el *crown-group*, con una tendencia en la que el radio disminuye en robustez, debido a que la aparición del propatagio reduce los esfuerzos axiales que ha de soportar, mientras que el dedo I se reduce y se acerca a la muñeca, lo que permite mejorar sus prestaciones aerodinámicas en el control del vuelo a baja velocidad. Estos cambios morfológicos reducen el momento de inercia del ala, facilitando que la musculatura de vuelo necesaria para moverla precise una menor área de inserción, por lo que se acorta la cresta deltopectoral del húmero. Por tanto, estos cambios morfológicos se habrían seleccionado de manera conjunta a lo largo del clado aviano, debido a dos factores: por una parte, obtener mayor ventaja mecánica en el batido del ala (gracias a la aparición del propatagio) y, por otra, aumentar el beneficio aerodinámico que proporciona el dedo alular.
- Otra parte importante de la variación morfológica de carácter no alométrico en las aves (~10%) afecta a la longitud de la región distal de la mano (MC II y dedo II), donde las alas que presentan esta región alargada son las que permiten llevar a cabo vuelos prolongados y a velocidades relativamente elevadas, mientras que aquellas donde es más corta favorecen un mayor control y maniobrabilidad en el vuelo a baja velocidad. Este cambio se asocia al desarrollo de la cresta bicipital, ya que cuanto mayor sea la región distal de la mano, mayor será la musculatura que se encarga de plegar el ala (bíceps).
- El grado de curvatura sagital de la ulna es otra fuente importante de variación entre las aves (~8%). Una mayor curvatura permite alojar en el antebrazo una mayor masa de músculos que controlan la mano. Además, esta curvatura permite que las plumas secundarias adquieran una configuración de perfil más curvada, lo que aumenta la sustentación en vuelo lento. Además, una ulna más curvada, acompañada de unas manos más robustas, supone un mayor soporte estructural para las alas, lo que

constituye una estrategia alternativa al incremento en robustez del húmero, la ulna y el MC II (CP1) con vistas a soportar cargas elevadas. Para un ave grande, que inevitablemente presenta huesos relativamente más gráciles (debido a la alometría negativa que ya se ha visto), el incremento de la curvatura de la ulna y la robustez de la mano podría ser una solución estructural para incrementar la resistencia del ala a determinados esfuerzos.

Modo de vuelo de las aves basales

1. *Archaeopterygidae*

- Los valores de frecuencia de aleteo estimados para los *Archaeopteryx*, especialmente el del ejemplar de Eichstätt, se sitúan por encima de los de la mayoría de neognatas estudiadas de su mismo tamaño y carga alar (Capítulo 4). Ahora bien, la orientación lateral de la fosa glenoidea limita la amplitud del aleteo en estas aves basales, lo que habría requerido un incremento en la frecuencia de aleteo. Ya que esta posibilidad no está respaldada energéticamente por un mayor desarrollo de la musculatura de vuelo en *Archaeopteryx*, parece improbable que los miembros de *Archaeopteryx* alcanzaran una frecuencia de aleteo suficiente para poder llevar a cabo un vuelo propulsado prolongado.
- Esta hipótesis también es contrastada favorablemente por la configuración morfológica de *Archaeopteryx* relativa al CP2 (Capítulo 5), ya que estas aves basales muestran una cresta deltopectoral relativamente más larga que la mayoría de neognatas modernas, para poder compensar el mayor momento inercial impuesto por su radio robusto y por su dedo I y zona proximal de la mano largos. Esta cresta deltopectoral más larga se opone a un aumento de la velocidad angular del movimiento, lo que sugiere que los individuos de *Archaeopteryx* no podrían alcanzar la frecuencia de aleteo necesaria para el vuelo propulsado.
- Por otra parte, la carga alar estimada para los ejemplares de *Archaeopteryx* es notablemente mayor que la de los planeadores modernos de tamaño equivalente, lo que implica que los miembros de *Archaeopteryx* alcanzarían velocidades de planeo elevadas (Capítulo 4). Dado que su capacidad de control y frenado sería menos eficiente que la

de las aves modernas (como se infiere de la ausencia de un canal trióseo para el supracoracoideo y un álula moderna), también parece improbable que *Archaeopteryx* llevara a cabo planeos prolongados o desde posiciones muy elevadas.

- Los resultados muestran que los parámetros aerodinámicos de todos los especímenes de *Archaeopteryx* están dentro del rango de variación de los galliformes y rálidos, que son aves generalmente poco voladoras y que pueden usar su aleteo para obtener un impulso adicional para correr, saltar o trepar, especialmente en los individuos juveniles. Anatómicamente este aleteo de apoyo es menos dorsoventral y más anteroposterior, lo que sería compatible con la orientación lateral de la cavidad glenoidea de *Archaeopteryx*. Por tanto, la hipótesis más plausible para la función de las alas en *Archaeopteryx*, era la de obtener un impulso adicional para correr, superar pendientes y/o saltar, del mismo modo en que lo hacen muchas neognatas y paleognatas modernas.

2. Jeholornithidae

- Los parámetros aerodinámicos de frecuencia de aleteo y alargamiento estimados para *Jeholornis* parecen indicar un comportamiento análogo al de aves poco voladoras, como galliformes y rálidos. Su carga alar no es especialmente elevada, lo que pudo darle cierta capacidad de control en el vuelo lento, que se vería potenciado posiblemente por la estabilización de su cola.
- Sus rasgos morfológicos parecen apoyar un mayor control de vuelo que en *Archaeopteryx*, pues *Jeholornis* acorta su dedo I y lo acerca a la muñeca, lo que le permitiría mayor efectividad hipersustentadora en la región del ala de perfil medio. Además, su cresta bicipital y su región distal del ala (mano y pluma primaria mayor) son muy cortas, lo que le podía asegurar un mayor control del vuelo (debido a que la mayor proporción del ala era de perfil grueso, que es el diseño óptimo para bajas velocidades), pero no es ventajoso para realizar vuelos prolongados.
- Por tanto, *Jeholornis* es un ave basal que probablemente pasaba gran parte de su tiempo forrajeando en el suelo y que, de manera similar a rálidos y galliformes modernas, era capaz de llevar a cabo vuelos aleteados no excesivamente largos y a bajas velocidades, en los que podía ejercer un control aceptable.

3. Confuciusornithidae

- Los confuciusornítidos se solapan en los tres parámetros aerodinámicos con los valores de *Archaeopteryx* y las aves modernas menos voladoras (galliformes y rálidos), mostrando una frecuencia de aleteo relativamente elevada. *Confuciusornis* también tiene la fosa glenoidea orientada lateralmente, lo que limitaría la amplitud del movimiento del ala, por lo que la frecuencia de aleteo necesaria para poder llevar a cabo un vuelo sostenido tendría que ser mayor que la estimada. Su esternón bien desarrollado indica una musculatura pectoral más desarrollada que la de *Archaeopteryx*, por lo que no se puede descartar que su aporte energético permitiera a los *Confuciusornis* tener un vuelo aleteado. Los valores de carga alar relativos al tamaño son elevados, lo que sugiere que no podrían volar a baja velocidad y que tendrían una capacidad de maniobra limitada. La baja amplitud de aleteo, debida a la limitación anatómica del hombro, y la alta velocidad de vuelo, debido a su elevada *WL*, les permitiría llevar a cabo un vuelo aleteado mediante *continuous vortex gait*.
- Algunos rasgos osteológicos del ala parecen indicar que *Confuciusornis* pudiera volar mediante *continuous vortex gait*. Así, su región distal del ala estaba muy desarrollada (longitud intermedia de su región distal de la mano y una primaria mayor muy larga) lo que supone un diseño ventajoso para hacer vuelos prolongados a velocidades elevadas.
- En cambio, otros rasgos no apoyan esta consideración. Así, su cresta deltopectoral está bastante desarrollada, compensando la elevada robustez de los elementos esqueléticos, lo que implica un diseño desfavorable para desarrollar una frecuencia de aleteo elevada. Además, los *Confuciusornis* muestran un dedo I largo y alejado de la muñeca, así como una ulna muy poco curvada, por lo que no tendrían el control y la capacidad de frenado que otorgan estos caracteres, que sería fundamental para su vuelo a velocidades elevadas.
- En base a los parámetros aerodinámicos estimados y a las características morfológicas observadas, *Confuciusornis* estaría aerodinámicamente capacitado para llevar a cabo un vuelo de *continuous vortex gait*, pero su mecánica de aleteo, de control de vuelo y de frenado tuvo que ser diferente de la de las neognatas y el resto de aves. La forma de la epífisis proximal del húmero y del coracoides parecen igualmente reflejar una mecánica diferente.

- En el caso de *Eoconfuciusornis*, la especie más basal, el esternón no está completamente osificado (lo que podría deberse a que es un juvenil) y la epífisis proximal del húmero no está tan expandida como en *Confuciusornis*. Ello implicaría que, aunque este ave pudiese volar mediante *continuous vortex gait*, su capacidad de control sería previsiblemente más limitada, debido a que la musculatura implicada en la región proximal del ala parece ser notablemente menor que en el caso de los confuciusornítidos más modernos.

4. Sapeornithidae

- Las estimaciones para los ejemplares de *Sapeornis* muestran una frecuencia de aleteo relativamente baja, una carga alar también baja en relación a su masa y un alargamiento moderadamente elevado, coincidiendo con los valores de las aves modernas cuyo vuelo es predominantemente de planeo y, más concretamente, con las planeadoras continentales. Varios caracteres anatómicos conocidos también apuntan hacia esta hipótesis.
- La morfología analizada de sus huesos alares parece respaldar el resultado obtenido desde los parámetros aerodinámicos, ya que la cresta deltopectoral de *Sapeornis* es relativamente larga y, por tanto, más apta para un aleteo de baja frecuencia. El desarrollo de la región distal del ala es ligeramente inferior al de las planeadoras continentales modernas, por lo que su ventaja aerodinámica para realizar vuelos prolongados sería también menor.
- Por tanto, *Sapeornis* es un ave basal cuyo vuelo era predominantemente planeado, asemejándose a las aves modernas que habitualmente realizan planeos sobre corrientes ascendentes, como son las rapaces diurnas y las cigüeñas, aunque en comparación sus vuelos serían menos prolongados y el nivel de control sería menor.

5. Enantiornithes

- En general, las enantiornitas muestran una frecuencia de aleteo elevada que solapa con los valores de las neognatas de vuelo ondulatorio y con las aleteadoras continuas pesadas. Su carga alar estimada es mayor que la de las voladoras modernas de su tamaño y el alargamiento muestra un importante rango de variación. Esto parece indicar

que tenían un vuelo aleteado activo, donde codornices y palomas pequeñas podrían considerarse sus análogos voladores modernos.

- En cuanto a la morfología esquelética, las enantiornitas muestran una cresta deltopectoral más desarrollada que las aleteadoras modernas de vuelo balístico, lo que se debe a que sus huesos alares son más robustos. El tamaño de esta cresta implica que las enantiornitas difícilmente podrían alcanzar la frecuencia de aleteo necesaria para tal tipo de vuelo, por lo que es más probable que tuvieran un vuelo aleteado continuo.
- Además, la región distal del ala de las enantiornitas es la más corta relativamente entre las aves. Dentro del rango de tamaños pequeños, este acortamiento del ala distal podría ser una solución estructural para obtener un beneficio energético durante el aleteo continuo, siendo una alternativa al desarrollo del vuelo balístico por parte de los passeriformes y piciformes actuales.
- Una mayor proporción de la región proximal de ala, de perfil grueso y, por ello óptimo para el vuelo lento, unida a la aparición de un álula verdadero, al acercamiento de ésta a la muñeca y a una curvatura de la ulna intermedia, indican que las enantiornitas tuvieron una alta capacidad para controlar su vuelo.
- Entre las enantiornitas, *Protopteryx* y *Rapaxavis* muestran la región distal del ala más corta y la mayor curvatura de la ulna, lo que podría indicar que ambas especies tenían la mayor capacidad de maniobra y control de vuelo lento dentro del clado. Pese a ello, conviene mencionar que en el caso de *Protopteryx* tales caracteres podrían compensar la menor eficacia aerodinámica de su dedo alular, extremadamente largo.

6. Ornithuromorpha

- Los ornithuromorfos más basales de mayor tamaño, como *Archaeorhynchus*, *Jianchangornis*, *Yixianornis*, *Yanornis* y *Zhongjianornis*, muestran unos parámetros aerodinámicos que indican un vuelo de aleteo continuo semejante al de galliformes, rálidos y palomas modernas.
- Parece que estas aves tenían un buen control de vuelo, tal como indican el tamaño y posición de su dedo alular (excepto en *Jianchangornis*), una región distal del ala relativamente corta y una curvatura de ulna muy marcada.

- Dentro de este grupo, *Hongshanornis* y *Longicrusavis*, ambos de pequeño tamaño, presentan valores de carga alar por encima de las neognatas con vuelo ondulatorio, lo que permite descartar que estas dos especies volaran así. Probablemente desarrollaron un vuelo aleteado de alta frecuencia, con una capacidad de maniobra no muy elevada, similar a la de las codornices actuales. *Longicrusavis* tiene un alargamiento muy bajo, que unido a su elevada carga, conllevaría un vuelo energéticamente costoso, que no le permitiría realizar desplazamientos muy prolongados. En cambio, *Hongshanornis* presenta un alargamiento más elevado, lo que le permitiría una mayor ventaja aerodinámica respecto a su especie hermana.
- Anatómicamente, la presencia de una cresta deltopectoral notablemente más desarrollada que la de las neognatas con vuelo balístico apoya también que *Hongshanornis* y *Longicrusavis* no tendrían este tipo de vuelo porque mecánicamente no podrían alcanzar la frecuencia de aleteo necesaria para desarrollarlo. Al igual que en los casos anteriores, el tamaño y la posición del dedo alular, unidos a una región distal del ala relativamente corta y una ulna muy curvada, indican una capacidad de maniobra y control de vuelo elevadas.
- Los valores aerodinámicos de ornituromorfos más derivados, como *Gansus*, *Apsaravis* e *Ichthyornis*, sugieren que estas aves desarrollaban un vuelo aleteado continuo con una importante ventaja aerodinámica, proporcionada por el elevado alargamiento de sus alas, que les permitiría realizar desplazamientos largos. Análogos de vuelo actuales podrían ser los limícolas. *Apsaravis* tenía una frecuencia de aleteo y una carga alar bastante elevadas, lo que unido a su alto alargamiento, dificultaría el control del vuelo a baja velocidad. Por otra parte, *Gansus* e *Ichthyornis* pudieron alternar facultativamente fases de planeo dinámico, como hacen las gaviotas modernas, aunque en un grado menor debido a sus valores más altos de frecuencia de aleteo y de carga alar.
- *Gansus* (*Ichthyornis* y *Apsaravis* no se pudieron analizar morfológicamente) tiene un radio más grácil que el resto de ornituromorfos más basales, dentro ya del rango de variación de las neognatas modernas. Esto se debe a la adquisición de un propatagio moderno, como indica la aparición del proceso extensor, que ayudaría al radio a soportar los esfuerzos axiales. *Gansus* también presenta una región proximal de la mano y un dedo I menores que las otras ornituromorfos basales. La disminución en robustez

del radio y el acortamiento de la mano y del dedo I disminuyen el peso del ala, y con ello, su momento de inercia, lo que permite que la cresta deltopectoral disminuya en tamaño sin perder ventaja mecánica. Además, el acercamiento del álula a la muñeca y la elevada curvatura de la ulna indican que *Gansus* tuvo un buen control de vuelo.

Patrones macroevolutivos en el linaje aviano

- A partir de unas estimaciones de masa que pueden considerarse robustas, se ha contrastado la existencia de un cambio direccional del tamaño corporal a lo largo del linaje (Capítulo 3):
 - Existe una tendencia evolutiva, desde los grupos externos del clado Aves, hasta las aves más basales, en la que se produce una reducción del tamaño corporal. Esta tendencia parece haber jugado un papel fundamental en el origen de las aves y del vuelo, y persiste en el clado Aves hasta el origen de los Pygostylia.
 - En cambio, la variación de tamaño a partir de Pygostylia es un fenómeno difusivo, sin una tendencia direccional clara. Este fenómeno parece encontrarse asociado a una radiación adaptativa en la base de Pygostylia que, a su vez, es consistente con la hipótesis de cambio en los módulos funcionales durante la transición dinosaurios no avianos-aves, donde la reducción de la cola implicaría su desacoplamiento del módulo posterior (caudofemoral) y su acoplamiento con el anterior (pectoral). Este acoplamiento funcional indicaría una mejora sustancial en la capacidad de vuelo de las aves extintas de Pygostylia en comparación con las aves “colilargas” más basales. En dicho escenario morfofuncional, las aves de Pygostylia radiaron en tamaño en dos órdenes de magnitud (entre los 40 g estimados para *Longirostravis* y los 1100 g de un ejemplar de *Sapeornis*).
 - Es probable que las aves más basales, cuya anatomía es más primitiva, se vieran sometidas a una presión de selección para reducir su tamaño corporal, como requerimiento indispensable para el vuelo. A partir del nodo Pygostylia, la adquisición de caracteres que mejoraron las capacidades básicas de vuelo (vg. reducción de la cola y cambio en la interacción de los módulos, fusión de elementos de la muñeca, configuración más moderna del hombro), supuso la reducción de esta

presión de selección (pudiendo aparecer otras) permitiendo una variación difusiva del tamaño corporal.

- El análisis comparado de la morfología esquelética del ala ha permitido investigar diferentes hipótesis (Capítulo 5):

- En las aves modernas se observa una reducción en la robustez de los huesos alares (PC 1: húmero, ulna y metacarpal mayor) conforme aumenta el tamaño corporal (alometría negativa) que otorga un beneficio energético para el vuelo. Este patrón alométrico fue adquirido paulatinamente a lo largo de la historia evolutiva del clado Aves, indicando una adaptación para soportar los esfuerzos generados durante el vuelo. Así, en las aves más basales, el aumento de tamaño está asociado al aumento en gracilidad únicamente de la ulna. Posteriormente, a partir del nodo del taxón Sapeornithidae + Ornithothoraces, el húmero tiende también a aumentar en gracilidad con el incremento de tamaño corporal. Finalmente, los tres elementos óseos covarían en robustez alométricamente dentro de las aves modernas.

- Este patrón de escalado en el que húmero y ulna disminuyen concertadamente en robustez pudo permitir la variación difusiva (no direccional) del tamaño corporal de las aves voladoras en la base de Pygostylia, que se ha observado previamente, ya que dicho patrón reduce los inconvenientes energéticos que conlleva el aumento de tamaño. Como se indicó anteriormente, este fenómeno se asocia con cambios anatómicos como la reducción del pigostilo y una configuración más moderna del hombro, que se tradujeron en una mejora de la capacidad de vuelo. También se relaciona con un mayor cambio en los miembros posteriores y con un aumento de la cladogénesis del linaje. Todo ello parece estar reflejando un evento de radiación adaptativa en la base de Pygostylia.

- Los ejemplares de *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* parecen mostrar una alometría intra- o interespecífica de signo opuesto a la alometría evolutiva que se observa para el resto de aves.

- *Archaeopteryx* y *Confuciusornis* tienden a aumentar la longitud de la cresta deltopectoral, la robustez del radio, la longitud del dedo alular y su distancia a la muñeca (CP 2), respecto a la condición plesiomórfica. En cambio, a partir del nodo que agrupa Sapeornithidae + Ornithothoraces hay una tendencia a reducir este

cambio de forma conjunto, que se continúa en las neognatas donde los passeriformes presentan los valores más extremos.

- En cambio, la variación conjunta de la cresta bicipital, la altura del MC alular y la longitud de la región distal de la mano (CP 3), parece mostrar una rápida “explosión” morfológica desde la condición basal. Esto sugiere una radiación morfológica temprana en las aves (referente al CP 3) seguida por un potencial descenso de las tasas evolutivas en el grupo corona (Neognathae), exceptuando a las aves aleteadoras-planeadoras modernas que cazan en vuelo (FG-fh) y las que facultativamente planean sobre la superficie marina (FG-SAq), las cuales exploran regiones del morfoespacio no ocupadas por las formas más basales.

- La mayoría de los taxones mesozoicos estudiados tienen una ulna más curvada y una primera falange del dedo II más corta que la condición ancestral de Aves. En cambio, los terópodos no avianos de cuatro alas y los *Sapeornis* muestran una curvatura ulnar menor y una falange más larga que la condición basal. Ya que los resultados obtenidos respaldan que *Sapeornis* era un ave predominantemente planeadora, y ya que también parece claro que *Microraptor* y *Anchiornis* planeaban con sus cuatro alas, se puede postular que en las aves basales existe una tendencia a disminuir la curvatura de la ulna y a alargar la primera falange del dedo II como adaptación para el vuelo de planeo. Por el contrario, el resto de aves basales aumentan la curvatura ulnar y reducen la longitud de dicha falange para adaptarse a un vuelo aleteado (que ha sido inferido mayoritariamente en el Capítulo 4).

- Se ha concluido que el ave más basal, *Archaeopteryx*, probablemente no era capaz de un vuelo sostenido prolongado (ni de aleteo ni de planeo) pero sí obtenía beneficio del aleteo de sus alas en tierra. Además, a *Jeholornis*, otro ave muy basal que aún no ha reducido la cola a un pigostilo, se le ha hipotetizado una capacidad de llevar a cabo vuelos aleteados (aunque no excesivamente largos). En base a las inferencias aerodinámicas de estos dos fósiles, es razonable pensar que el tipo de vuelo plesiomórfico de las aves es mediante un batimiento continuo de las alas.
- Exceptuando a *Sapeornis*, al que se le ha hipotetizado un comportamiento de vuelo planeador, el resto de aves basales analizadas dentro de Pygostylia, han sido identificadas como voladoras mediante aleteo continuo. Además, a *Gansus* e *Ichthyornis*, que son los dos taxones analizados más emparentados con las aves

modernas, se les ha hipotetizado la capacidad de llevar a cabo planeos dinámicos facultativamente. Todo ello parece indicar que la explotación de los diferentes modos de vuelo conocidos, a partir de un vuelo aleteado ancestral, se produjo dentro del *crown group* o, como mínimo, a partir de ornituromorfos no-neognatos bastante derivados, como el género *Gansus*.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

GENERAL OBJECTIVES (in Chapter 1)

I. To obtain estimates as accurate as possible for a number of key aerodynamic variables in the specimens of Mesozoic stem birds, including their body mass, wingspan, lift surface, wing loading, aspect ratio and wingbeat frequency. Such estimates must be robust against several factors that can introduce sources of errors and bias in the predictions, including: (i) the statistical limitations from the sample and variables analyzed; (ii) the morphological constraints derived from the phylogenetic legacy; (iii) the shape convergences and divergences resulting from adaptations; and (iv) the effects of diagenetic compaction on the fossilized bones, which can alter their relative dimensions.

II. To study the evolution of body size along the avian clade, in order to test if the ancestral non-avian trend was maintained or changed and, in the latter case, to study how and why this change took place.

III. To characterize aerodynamically the flight modes of stem birds, based on comparisons with the modern flying birds.

IV. To explore the morphological changes in wing bone anatomy within the avian clade, identifying the effects that resulted from size variations, phylogenetic legacy and ecological adaptations.

V. To determine if the morphological and aerodynamical changes observed among modern birds reflect ecological differences related to flight modes. In such a case, to obtain paleobiological inferences on the type of aerial locomotion of the analyzed stem birds.

In this way, the main objective of the thesis is to provide answers to several questions that have appeared repeatedly in the study of the earliest birds. These include, among others: (i) which flight types are more reasonable for the most basal birds? (ii) Which is the ancestral mode of flight, gliding or continuous flapping? (iii) Was *Archaeopteryx* able to carry out an active flapping flight? (iv) Had *Confuciusornis* or *Sapeornis* a flight

comparable to that of any modern bird? or (v) Were the enantiornithines able to fly in a similar way to modern passerines?

MATERIAL AND METHODS (Chapter 2)

In this work 49 Mesozoic fossil bird specimens of the main avian stem taxa have been studied (Table 2.1), including six individuals of Archaeopterygidae, two Jeholornithidae, six Confuciusornithidae, five Sapeornithidae, 16 Enantiornithes, and 14 basal members of Ornithuromorpha. This sample represents more than 65% of published taxa with a high degree of preservational completeness (Fig. 2.1A; see Brockelhurst *et al.* 2012). Furthermore, four non-avian theropods were studied, specifically from Deinonychosauria: two specimens of *Microraptor* and two of *Anchiornis*. Most fossils were measured *in situ* with digital calipers (± 0.1 mm) in the Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (IVPP) of Beijing (China) and in the Universidad Autónoma de Madrid (UAM, Spain). In addition, the fossil dataset (Anexo2) includes measurements taken in photographs from published papers and high-resolution images using tpsDIG v. 2.17.

The dataset of modern birds comprises 494 individuals of 164 flying species of Neognathae distributed among 66 families and 21 orders (Table 2.2). Only adult individuals, as indicated by complete epiphyseal closure, were measured. The sample covers a broad range of body sizes, more than three orders of magnitude [from the mute swan (9.4 kg) to the willow warbler (8.8 g)], and includes species from almost all flight types (hummingbirds were not included due to their exceptionally unique hovering abilities) and modes of non-aerial locomotion. Almost all specimens belong to the collection housed in the Burke Museum, University of Washington (UWBM – Seattle, USA), and others come from the Museo Nacional de Ciencias Naturales of Madrid (MNCN, Spain). Each specimen was weighted before death or skeletonization. The wingspan could be measured on 188 individuals according to Pennycuik (2008).

For each specimen, 25 linear dimensions of the forelimb bones and 5 for the hindlimb bones were measured with a digital caliper (Fig. 2.2; Anexo 1). UHcm and ULcm were measured from high-resolution image using the software tpsDIG v. 2.17.

Additionally, six measurements were taken from the wings of neognaths (Fig. 2.3) and in those fossils which preserve the feathers. The lift surface (S_L) was obtained from the measurements of one wing surface (S_w), wing chord (c), wing length (L_w) and wingspan (B) as:

$$S_L = 2S_w + S_C ; \quad S_C = (B - 2L_w) c$$

BODY MASS IN BASAL BIRDS AND EVOLUTIONARY TRENDS OF AVIAN BODY SIZE (Chapter 3)

- BODY MASS PREDICTION IN BASAL BIRDS -

Body mass (M) correlates with a number of ecophysiological variables of animals (v.g. metabolic rates, heat flux and body temperature, reproduction, structural support and locomotion, development, diet, population density, home range size, and behavioral adaptations; Kleiber, 1947; McMahon & Bonner, 1983; Calder, 1984; Gillooly *et al.*, 2001, 2002), as well as with larger-scale patterns in community structure, biogeography and macroevolutionary trends (v.g., Marzluff & Dial, 1990; Clauset *et al.*, 2009; McClain & Boyer, 2009). As a result, M has obvious implications on resource partitioning and ecological displacement among species, which has important evolutionary consequences for deciphering the autecology of extinct species. In the case of flying birds, M also poses biomechanical constraints on aerial locomotion, as it is related with metabolic costs (Videler 2005), mechanical power (Tobalske *et al.*, 2003; Askew & Ellerby, 2007; Pennycuick, 2008), wingbeat frequency (Pennycuick, 2001; Bruderer *et al.*, 2010), muscle activity (Tobalske & Biewener, 2008), migration behavior (Kvist *et al.*, 2001), maneuverability and acceleration (Warrick, 1998).

Body size represents a major physical constraint on the morphology of organisms (McMahon & Bonner, 1983). Among vertebrates, limb bone morphology is considered to reflect a trade-off between energetic requirements and functional constraints resulting from locomotion and body size (Rubin & Lanyon, 1982; Blob & Biewener, 2001; García & Da Silva, 2006; Clemente *et al.*, 2011; Campione & Evans,

2012). Therefore, the factors involved in this trade-off must be considered when generating models for size estimation. Our results indicate that the combined use of those limb measurements best correlated with M provides robust predictive models. Moreover, although approaches based on body reconstructions provide a valuable tool for estimating M in extinct taxa (Henderson, 1999; Seebacher, 2001; Allen *et al.*, 2013), the equations generated from skeletal measurements do not share the same sources of error inherent to body reconstruction, such as the need to accurately estimate the bulk densities and proportions of the different body tissues (Grand, 1990; Campione & Evans, 2012). In addition, there are two advantages of the regression approach: (1) it is easier to perform a regression analysis using a set of linear measurements than to reconstruct an animal body; and (2) a regression equation can be used with any fossil provided that the skeletal variable(s) included in the equation can be measured. Reconstruction methods can only be applied accurately to well-preserved fossils.

However, the use of scaled bone functions introduces other potential sources of error and bias, which result from statistical limitations, phylogenetic constraints, ecological adaptations, and diagenetic compaction of fossil skeletons. Although several studies have taken some into account when generating M estimation models (v.g., Egi, 2001; Mendoza *et al.*, 2006; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008; Figueirido *et al.*, 2011; Campione & Evans, 2012), this is the first time in which all have been tested and controlled simultaneously. In addition, this analysis is particularly novel with regards to the looking at diagenetic effects and gives credit to studies that have looked at the other factors in tandem.

Statistical Errors in the Sample of Modern Birds

The representativeness of the different taxa included in the dataset is important for evaluating the statistical validity and reliability of the predictions (Smith, 2002). On the one hand, a couple of studies focused on mammals have shown that an unequal distribution of species within the families of a sample results in worse predictor functions than those obtained from the same sample weighed for taxonomic evenness (Mendoza *et al.*, 2006; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008). On the other, De Esteban-Trivigno & Kohler (2011) did not obtain differences of predictive strength between weighed and unweighed equations, which they attributed to the use of a dataset with a smaller taxonomic range than others used in previous works. However, the broad

taxonomic range of our dataset, which includes volant species from 22 orders of Neognathae, recovered a reduction in model support when they were weighed for taxonomic evenness (Table 3.3). In any case, the absence of trends between the residuals for weighed and unweighed equations (Fig. 3.2) indicates that the robustness of the predictions does not increase with taxonomic evenness of the sample. This may suggest that, compared to mammals, the avian postcranial skeleton is morphologically conservative in terms of the skeletal measurements studied in this paper, which may reflect functional constraints posed by aerial locomotion. However, it is worth noting that a comparison of the SR equations of Campione & Evans (2012) for mammals and reptiles with those of Fields *et al.* (2013) for birds shows that a number of measurements such as stylopodial circumferences are more conserved in quadruped tetrapods compared to birds. In any case, neither Campione & Evans (2012) nor Fields *et al.* (2013) tested explicitly for effects of taxonomic evenness. However, it is worth recognizing that an indirect test was performed in both studies, as they statistically compared clades with varying sample sizes. The absence of differences suggested that taxonomic unevenness was not a factor in these studies.

Our MR equations incorporate combinations of measurements of length and diameter taken in the distal and proximal limb bones, which results in greater accuracy for the models (Gingerich, 1990). The consistency of the M predictions based on these equations provides an additional indication of the predictive strength of our MR models compared to the use of SR equations. This effect is even greater in our study, as we use a combination of wing and hindlimb measurements, which are under different loading regimes (see De Margerie *et al.*, 2005).

Univariate allometric equations have been largely used for estimating M in extinct birds (see references in Table 3.1) and other vertebrates (v.g., Damuth & McFadden, 1990; Palmqvist *et al.*, 2011). Compared to SR analyses, MR functions have been less used for estimating M , especially in the case of birds, in spite of the fact that MR tends to increase predictive strength (Biknevicius, 1999; Atanassov & Strauss, 2002; Christiansen & Fariña, 2004; Mendoza *et al.*, 2006; Figueirido *et al.*, 2011; De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008; De Esteban-Trivigno & Kohler, 2011). An exception is the study on quadrupedal tetrapods by Campione & Evans (2012), who did not report on differences between both methods. Smith (2002) argued that MR equations have a notorious lack of generalizability for new data, especially when stepwise methods for

selection of variables are employed, as in this study, thus requiring a validating sample. In our case, the mean percent prediction errors obtained with the MR functions for the validating subsample (Tables 3.4 & 3.8) are similar to those derived from the whole dataset, which supports their generalizability. Moreover, all specimens from two families (Otididae and Ciconiidae) as well as from two species (*Tadorna tadorna* and *Tringa glareola*) were excluded from the validating sample. In all these cases, the prediction errors were similar to (or even lower than) the ones obtained for the remaining families and species. Our results agree also with the studies cited above, which indicate that MR functions increase their predictive strength compared to SR approaches: our MR equations have lower $|\%MPE|$ values than our SR functions (Tables 3.4 & 3.8). Similarly, they have more predictive strength than previously published SR functions (Tables 3.1 & 3.8). The only exception is the study of Field *et al.* (2013), who provided an SR equation with higher predictive strength than the MR functions of this study, as evidenced by a slightly lower $|\%MPE|$ value.

Finally, morphological variables almost always show common, interdependent relationships (Quinn & Keough, 2001; Christiansen, 2002), which can introduce redundancy effects that result in: (1) unstable models (i.e., small changes in the sample of species or in the skeletal measurements can change the regression parameters considerably; Bowerman & O'Connell, 1990); and (2) an inflation of the confidence intervals for the model's parameters (Quinn & Keough, 2001). Collinearity effects are a problem if the main goal of the functions is to provide a descriptive model (Mitchell-Olds & Shaw, 1987; Tabachnick & Fidell, 1996; Rawlings *et al.*, 1998). However, evaluating their effects on predictive models is more controversial [v.g., compare Tabachnick & Fidell (1996) with Rawlings *et al.* (1998)]. An alternative to MR, principal components regression (PCR), has been proposed for avoiding redundancy, as it is a multivariate non-collinear model (Jolliffe, 1982; Stone & Brooks, 1990; Rawlings *et al.*, 1998). Atanassov & Strauss (2002) showed that predictive strength was slightly greater for PCR than for MR in their sample, although the result for their bird subsample was the opposite. Our results show that MR has a slightly higher predictive strength than PCR, in spite of the correlations between the variables included in the equations. In addition, although the confidence intervals for the MR parameters are greater than those of SR regressions (Table 3.4), which could result in an increase of uncertainty for the estimates (Quinn & Keough, 2001), this was avoided using the

$|\%MPE|$ value for estimating the confidence interval for predictions (Table 3.11). Therefore, our results support those of Rawlings *et al.* (1998) in that redundancy present in our MR models does not affect its accuracy in volant birds. We chose MR instead of PCR for estimating M in fossils for two reasons: (1) compared to the regression coefficients for the skeletal variables, the regression coefficients for the principal components are more difficult to interpret (Mitchell-Olds & Shaw, 1987), because each component is a linear combination of all X -variables used as predictors; (2) PC's may fail to account for the regression fit (i.e., it is theoretically possible that the first PC's, which can account for almost 100% of the variance, contribute nothing to the fit, while the response variable may fit perfectly the last PC's, which are always ignored by the PCR methodology; see Haidi & Ling, 1998); (3) the fossils must be incorporated in the PCA before obtaining their PC scores, which implies a lack of consistency for the model (as it could only be applied to those specimens that were initially included in the analysis and any addition of new data will result in a different PCA); and (4) all measurements included in the PCA need to be available in the fossil taxa, which is unfortunately not always the case.

Avoiding Biases from the Phylogenetic Relationships between Modern Birds

The use of phylogenetic comparative methods is nowadays essential in any statistical approach for analyzing comparative data (Harvey & Pagel, 1991). The method most used, Felsenstein's PIC, has been criticized for assuming a Brownian motion for character evolution (v.g., Díaz-Uriarte & Garland, 1996; Hansen & Orzack, 2005). However, many studies have used this method for controlling sample independence (v.g., see reviews in Ricklefs & Starck, 1996; Prize, 1997; Nudds, 2007; Clarke *et al.*, 2010; Figueirido *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2012; Allen *et al.*, 2013; Martín-Serra *et al.*, 2014; Vanhooydonck *et al.*, 2014). Given that the regressions based on PIC's are highly significant and the confidence intervals of their slopes overlap with those derived from raw data on species means (Table 3.5), we suggest that phylogeny does not play an essential role in the scaling patterns of the major limb bones among flying birds, which can be considered as independent for statistical purposes (see Campione & Evans, 2012). This agrees with the results obtained by Field *et al.* (2013), who tested their SR equations for differences in prediction errors among avian orders. However, it is worth mentioning that Field *et al.* (2013) did not directly test for phylogenetic effects.

Avoiding Biases when Estimating M in Fossils

Scaling methods are almost universally accepted as a mean for estimating accurately M in extinct taxa from crown groups, but have certainly been criticized when applied to more distantly related stem taxa (Henderson, 1999; Carrano, 2001; Smith, 2002; Packard *et al.*, 2009; Campione & Evans, 2012; Field *et al.*, 2013). Although our modern bird sample has a broad M range and the bone dimensions of each fossil fall within the range of extant birds, it should be noted that Mesozoic birds are stem groups. This means that the predictions incur “statistical phylogenetic extrapolation” from Neognathae. Therefore, scaling patterns between osteological dimensions and M should be taken into account. Given that a direct examination of the relationship between bone dimensions and M in fossils is not possible, similar scaling patterns to those of extant birds have been usually assumed (v.g., Atanassov & Strauss, 2002; Sanz *et al.*, 2002; Palmqvist & Vizcaíno, 2003; Longrich, 2006; Turner *et al.*, 2007; Peters & Peters, 2009; Nudds & Dyke, 2010; Liu *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2012; Chinsamy *et al.*, 2013; Balanoff *et al.*, 2013; Field *et al.*, 2013). However, we did not hold this assumption, because historical contingency and adaptive changes in the avian lineage have affected skeletal morphology (v.g. see in Jenkins, 1993; Chiappe *et al.*, 1999; Baier, Gatesy & Jenkins, 2007), which would invalidate the applicability of the equations obtained from extant birds. For example, the recent study of Field *et al.* (2013) provided a robust SR model for estimating M in the avian crown group, based on the maximum diameter of the coracoid’s humeral articulation facet (HAF). However, as they acknowledge, their applicability to stem taxa is more problematic. The morphological change experienced by shoulder joint through avian evolution, which affects the orientation and dimensions of the major axis of the glenoid facet, is well known. *Archaeopteryx* and *Confuciusornis* show a shoulder anatomy that differs from the shape of extant birds and is similar to their running maniraptoran ancestors, with the scapula and coracoid fused in an angle of 90° and a glenoid facet laterally oriented. This orientation is intermediate between the postero-ventrally oriented glenoid of coelurosaurs and the dorso-laterally oriented glenoid of Neornithes. In contrast, the scapula-coracoid joint is not fixed in modern birds and displays an acute angle, with a concavo-convex glenoid facet and a bulbous humeral head well adapted for sustained flapping flight (Jenkins, 1993, Chiappe *et al.*, 1999, Chiappe, 2007). Other stem taxa such as *Jeholornis*, *Sapeornis* and *Otogornis*

show intermediate morphologies (Hou, 2001; Baier *et al.*, 2007). This is accompanied by a noticeably morphological variation of the scapula and coracoid among major avian lineages (see Chiappe & Witmer, 2002). As a result, mass estimates obtained for fossils using an apomorphic trait would be unrealistic. Therefore, we consider that the variable HAF of Field *et al.* (2013) is a good M predictor in the avian crown group, but is not appropriate for estimating M in stem taxa. We adopt a methodology whereby variables were selected for each fossil group that showed similar scaling patterns with each other to those of modern birds (Fig. 3.5). This procedure generated seven clade-specific functions, which we used to predict M in a sample of extinct birds.

A number of studies on the functional adaptations of modern birds have shown that the skeletal morphology of the wings and hind limbs is highly constrained by locomotion dynamics (v.g. Cubo & Casinos, 1998; De Margerie *et al.*, 2005; Habib & Ruff, 2008; Hinic-Frlog *et al.*, 2010; Simmons *et al.*, 2010; Bell *et al.*, 2011; Simmons *et al.*, 2011; Dececchi & Larson, 2013; Field *et al.*, 2013). For this reason, there are dramatic differences between M estimates for a given Mesozoic bird using different univariate models derived from the same sample (see Liu *et al.*, 2012: Table 3). In contrast, MR results showed that the combined use of variables highly correlated with M minimized the effects of mechanical adaptations on bone scaling patterns, both for flight and for non-aerial locomotion (Fig. 3.7; Tables 3.9 & 3.10). It is worth noting here that the variable HAF of Field *et al.* (2013) seems to be very conservative among avian orders, which could imply that it is little affected by locomotion types, although this has not been directly tested.

Diagenetic compaction of fossil skeletons can alter their osteological dimensions, in particular epiphyseal and diaphyseal width variables. Their use could result in unrealistic M predictions for Mesozoic birds. Many studies have circumvented this problem using scaling equations which incorporate only one longitudinal measurement (v.g., Sanz *et al.*, 2002; Longrich, 2006; Turner *et al.*, 2007; Peters & Peters, 2009; Wang *et al.*, 2012; Chinsamy *et al.*, 2013; Balanoff *et al.*, 2013), in spite of the fact that these functions have less predictive strength than those derived from diaphyseal variables (Campione & Evans, 2012; Campione *et al.*, 2014) (Tables 3.1 & 3.4). Following the procedure of selection of variables (Fig. 3.5), measurements of fossils that were severely altered by diagenetic compaction were discarded. However, a medium-to-low degree of diagenetic compaction is not easy to detect, but it could have

noticeably effects on M predictions based on single diaphyseal variable. In the MR functions, however, the individual effect of each variable is less marked. Hence, the use of MR will minimize the effects of diagenetic compaction on bone diameter.

Body Mass Estimations for Ancient Birds

The M estimates obtained for fossil birds using MR functions (Table 3.11) were higher than those predicted previously from body reconstructions (Seebacher, 2001; Allen *et al.*, 2013) and from a FL scaling equation used by Turner *et al.* (2007), which was derived from the volumetric displacement of reconstructed models (Christiansen & Fariña, 2004). Given that the fossil specimens analyzed in the studies cited before were also measured here, the differences in size estimates cannot result from individual variation in these species. Therefore, this disagreement probably results from errors in the estimates of body density and tissue proportions used in the reconstructions, as discussed before. This is further suggested by the fact that M estimates obtained for the same fossils using various volumetric methods (v.g., the specimen of *Archaeopteryx* from Berlin and *Yixianornis* in Table 3.11) did not agree.

In the case of those osteological variables for which the fossils showed values that agree with their overall skeletal dimensions (i.e., X -variables for which fossils are placed near the regression line for modern birds). M estimates derived from MR equations were closer to those obtained using SR functions. For example, our results showed M that are close to those obtained from femoral diaphyseal width (dFW) by Yalden (1984) and Elzanowski (2002) for *Archaeopteryx*, from femoral length (FL) by Wang *et al.* (2012) for *Eoconfuciusornis* and by Sanz *et al.* (2002) for two enantiornithines, *Concornis* and *Cathayornis* (Fig. 3.5). However, those SR equations that use variables in which the fossils score distantly from the regression line (even within the confidence intervals for Neognathae) tend to underestimate or overestimate M , as in the case of the three specimens of *Archaeopteryx* studied by Wang *et al.* (2012), whose M estimates derived from FL were higher than our MR predictions (Table 3.11). The reason is that, compared to modern flying birds, the members of Archaeopterygidae have higher values of FL than expected for their body size (Fig. 3.5). For this reason, we think that the widely used SR equation based on FL for estimating M in *Archaeopteryx* (v.g., Sanz *et al.*, 2002; Longrich, 2006; Turner *et al.*, 2007; Nudds & Dyke, 2010; Wang *et al.*, 2012; Balanoff *et al.*, 2013) is not an accurate model. This

supports the results of Campione & Evans (2012) and Field *et al.* (2013), in which femur length, in general, was found to be a non-accurate M predictor.

Compared to our M predictions (Table 3.11), the univariate scaling equations from humeral length (HL) and tibial width at midshaft (dTW) adjusted by Liu *et al.* (2012) underestimate M for almost all Mesozoic birds relative to our models. Specifically, HL provides very low estimates, except for enantiornithines. Surprisingly, these underestimations were independent of the relationship observed between HL and M (Fig. 3.5), and they were also below the M obtained by our SR based on HL . The predictions of Liu *et al.* (2012) based on dTW were also generally lower than our own estimates, but closer to those obtained from HL . Unfortunately, the variable dTW was not incorporated into our dataset and so we cannot know how it scales with body size. In spite of the huge dataset of Liu *et al.* (2012), they do not provide error estimates and, for this reason, the accuracy of their predictions can only be evaluated from their R^2 values.

The M estimated by Atanassov & Strauss (2002) for four specimens of *Archaeopteryx* using multivariate functions were notably lower than our estimates. Unfortunately, we cannot analyze the reason of this disagreement, because they did not provide the functions and did not specify the variables used. Therefore, their results should be taken with caution.

As discussed above, the recent study of Field *et al.* (2013) provided a highly predictive SR function for the avian crown group, based on the variable HAF . For this reason, we used this equation with seven fossils of stem taxa analyzed here in which the variable HAF was measured unambiguously (Table 3.11), in order to compare the results obtained with our own M estimates. Of the seven specimens, the two more derived (*Apsaravis* and *Gansus*) provided M that doubled our estimates. In contrast, this comparison showed that M was clearly underestimated in the other five fossils, which occur lower on the avian stem (*Jeholornis*, *Eoalulavis*, *Archaeorhynchus*, *Yixianornis*, and *Zhongjianornis*). These differences may result from structural variations in the anatomy of shoulder joint for avian stem taxa, given the differences in the shape of the glenoid facet discussed above. In such a case, the glenoid facet of the most basal stem taxa would be shorter than in the avian crown group, which means that a consistent scaling cannot be assumed for this variable.

Finally, the recent study of Benson *et al.* (2014) provides M estimates for a number of Mesozoic birds based on their femoral anteroposterior and mediolateral shaft diameters. Compared to our M values, most of these estimates are lower except for *Jeholornis*, *Sapeornis* and *Yanornis*, which M is largely overestimated. This discrepancy probably arises from the fact that Benson *et al.* (2014) derived their equations from a database of quadruped tetrapods that did not include any bird (Campione *et al.*, 2013). The reason is that the femur bears different loads in bipeds and quadrupeds: in birds, which show a femur more horizontally oriented than most mammals, the animal's weight is supported exclusively by the hind limb; in contrast, weight loads during terrestrial locomotion are shared by the fore- and hind limbs in quadrupeds (see Carrano, 1998; De Margerie *et al.*, 2005; Farke & Alicea, 2009). These differences tentatively suggest that the M estimates provided for Mesozoic birds in the present study are more accurate. However, it should be noted that our MPE's greatly overlap with those of Benson *et al.* (2014), which are based on Campione *et al.* (2013), who provided a mean MPE of 25%. Given that MPE's represent an average of the residuals around a common trend, this suggests that both approaches rely on a common ground, despite vastly differing methods and datasets. In addition, it is worth noting that our mass estimate for the large specimen of *Archaeopteryx* is very close to the one obtained by Campione *et al.* (2014), based on the minimum circumference of stylopodial elements in a large dataset of quadruped tetrapods.

In any case, the harsh reality of estimating M for extinct species is that a number of assumptions have to be made, in particular for stem taxa whose skeletal morphology differs greatly from that of crown taxa. This means that it is not possible to conclude confidently that a given M estimate derived from a given model is more accurate than others. In spite of this, it is always possible to make comparisons between the estimates obtained using different models. If they are consistently different (i.e., one model systematically under- or overestimates relative to the other, as in the comparison between this study and those of Atanassov & Strauss, 2002, Liu *et al.*, 2012 and Field *et al.*, 2013), a general explanation can be suggested. However, if the differences are inconsistent (i.e., one model overestimates in some cases and underestimates in others, as in the comparison with Benson *et al.*, 2014), then they can be case-specific.

The M models from Campione *et al.* (2013), used by Benson *et al.* (2014), were meant to be general, offering a consistent method with which to estimate mass across

multiple lineages and body plans. In contrast, our study developed a specific M model for each avian stem taxa. This means that the accuracy of both approaches will be contingent on the base assumption about whether stem birds followed primitive or derived scaling patterns between skeletal measurements and body mass (N. Campione, pers. com.). However, given the absence of birds in the dataset of Campione *et al.* (2013) and the fact that our models are stem-taxa specific, it stands to reason that our M estimates for members of Aves are probably more precise.

Conclusions about the methodology for estimating body mass in basal birds

The MR models obtained in this study are the most accurate for predicting M in extinct birds, especially for stem taxa, because: (1) the models derived from osteological measurements avoid the assumptions of the reconstruction methods; (2) the predictive strength and generalizability of the MR equations derived here is higher than those of the SR and PCR functions, and also than other SR equations published based on appendicular variables; (3) the statistical problems that are usually attributed to regression models (i.e., taxonomic unevenness and non-independence of data as a result of phylogenetic relationships) and particularly to MR models (i.e., multicollinearity) have negligible effects on our MR equations; (4) the methodology used for selecting variables allowed to obtain accurate subsets of predictor variables for estimating M in each fossil stem group by minimizing the effects of differential scaling patterns with respect to the avian crown group that result from historical contingency or adaptive changes; (5) the combined use of several morphological variables in the MR equations allowed to detect the presence of specimens heavily affected by diagenetic compaction; and (6) the MR models obtained were not affected by differences in locomotion mechanics.

Furthermore, this is the first time that statistical, phylogenetic, ecological and taphonomic effects have been considered jointly for estimating M in avian crown and stem taxa. Therefore, we suggest that the M estimated here for avian stem fossils are probably the most useful published to date (although this cannot be evaluated directly for stem group taxa) and that the MR functions can be used for estimating M in other fossils of presumably flying birds. Body mass estimates obtained in this study can be used in future studies for a number of paleobiological and evolutionary aspects of Mesozoic stem taxa, including inferences on their flight abilities and trends throughout

the avian lineage (Sanz *et al.*, 2002; Palmqvist & Vizcaíno, 2003; Longrich, 2006; Turner *et al.*, 2007; Peters & Peters, 2009; Butler & Goswami, 2008; Hone *et al.*, 2010; Nudds & Dyke, 2010; Balanoff *et al.*, 2013; Chinsamy *et al.*, 2013; Chiappe *et al.*, 2014; Benson *et al.*, 2014). Furthermore, the methodology developed here for obtaining MR approaches can be used for controlling potential errors in *M* predictions of other vertebrate groups.

- EVOLUTIONARY TRENDS OF AVIAN BODY SIZE –

It is well known that in the course of evolution, Coelurosauria and Paraves tended to reduce their body size (Fig. 3.8), which can be correlated with the bird's flight origin (Sereno, 1999; Xu & Norell, 2004; Carrano, 2006; Turner *et al.*, 2007; Novas *et al.*, 2012; Lee *et al.*, 2014; Puttick *et al.*, 2014). But, what happened within the Aves clade? Evolutionary trends for body size change in Mesozoic stem birds have been addressed in several studies with the obtaining of disparate results. Furthermore, these studies used femoral length (*FL*) as a proxy of body size, even though this variable can be an inaccurate proxy of body size in avian theropods due to both adaptive and non-adaptive factors (Fig. 3.7, Tables 3.9 & 3.10; Habib & Ruff, 2008; Dececchi & Larsson, 2013).

Three working hypothesis can be tested: (1) absence of evidence for directional change in avian body size (Butler & Goswami, 2008); (2) increasing body size through the evolution of the avian lineage (Hone *et al.*, 2008); and (3) decreasing body size in the course of avian evolution.

In this work, *FL* and *M* estimates obtained by MR (Table 3.11, Fig. 3.9) were used as proxy of avian body size. Using a cladogram with branch lengths calibrated in millions of years (Fig. 3.10), the presence of phylogenetic signal for both variables was tested comparing the square length of the tree with that of 10.000 trees generated by random permutation of the position of terminal taxa, while tree topology and branch length were held constant (see Laurin, 2004). Phylogenetic signal was found in the three most basal clades ($p < 10000$): Aves, Pygostylia and Ornithothoraces (neornithines not included). Subsequently, in order to test the hypotheses, ancestral reconstruction of *FL* and *M* were confronted *versus* their corresponding node height in the cladogram. Reconstruction of node values were calculated by two methods, square change parsimony (SCP; Maddison, 1991) and phylogenetically independent contrast (PIC;

Felsenstein, 1985). Three analyses were performed, one per each monophyletic taxon: Aves, Pigostylia, Ornithothoraces.

Both proxies of body size (M and FL) and both nodal reconstruction methods (SCP and PIC) provided similar results: A significant trend to reducing body size was found in the clade Aves, but not in other crownward monophyletic taxa.

Conclusions on the evolution of avian body size

The results obtained indicate that the trend to miniaturization known to be ancestral for Coelurosauria and Paraves was continued in Aves as far as the clade Pigostylia is concerned (Hypothesis 3), which could be related to selective pressures associated to flight requirements.

Meanwhile, size variation within Pigostylia could be a diffusive phenomenon, as it does not show a clear tendency (Hypothesis 1). This phenomenon is associated with an adaptive radiation in the base of Pygostylia (see Benson *et al.* 2013) and with the acquisition of some traits that improve flight ability, as the ossified tail reduction that allowed the new association between the pectoral and caudal modules (Gatesy & Dial 1996), and the modern-like orientation and configuration of the shoulder joint (except in Confuciusornithidae; Jenkins, 1993; Senter, 2006; Baier *et al.*, 2007). The acquisition of key traits in short-tailed birds (i.e., Pigostylia) that improved their flight ability allowed them to radiate diffusively into two orders of magnitude of size variation (from ~40 g to ~1 kg). From the Pygostylia node onwards, when basic flight skills were achieved, other selective pressures might have appeared.

AERODYNAMIC CHARACTERIZATION OF BASAL MEMBERS OF AVES (Chapter 4)

- BACKGROUND AND OBJECTIVES -

As discussed in the previous chapter, body size (as approached by body mass, M) is an essential character for any organism, including birds, because it relates to aspects of ecology and physiology. Body size influences an animal's mode of locomotion in an outstanding way. However, apart from M , in order to study in depth the flight of birds it

is necessary to analyze other biometric aspects that relate to the anatomical structures that allow bird's movement across the air, the wings. Wing design must maximize the ascensional lift for resisting the bird's weight while reducing the aerodynamic drag that opposes to its progress (Chapter 1). According to Pennycuik (2008), the wings of a bird can be characterized by two fundamental measurements: wingspan (B), which is the length between the tips of both wings, and lift surface (S_L), taken as the area of two wings completely opened and the corporal region placed between them. Wingspan is inversely related to induced power (P_{ind}), which indicates that higher values of B will require a lesser mechanical power (P_{mec}) to carry out the flight. On the other side, higher values of S_L imply a larger lift, but also a larger aerodynamic drag.

Therefore, the flight of any bird can be represented by a model that incorporates three basic variables: body mass (M), wingspan (B) and lift surface (S_L). From these variables, several parameters can be derived for characterizing aerodynamically any bird: wing loading (WL), aspect ratio (AR) wingbeat frequency (fa). These parameters are mainly related to the energy cost of flight and to maneuverability during flight.

Quantitative analyses on aerodynamic traits in basal birds are little explored and mainly focused on *Archaeopteryx*. However, there are high quantities of well-preserved fossils (see Brockelhurst *et al.*, 2012) that can provide valuable information on the mode of flight of the earliest birds (v.g. Chiappe *et al.*, 2014). For this reason, the objective of this chapter is to obtain the aerodynamic parameters (WL , AR and fa) from adequate estimations of B and S_L (and also the M values obtained in the previous chapter), in order to characterize the flight of stem birds. This will contribute novel information on the early phases of flight and also on the ecological distribution of Mesozoic avifauna among flight types.

- PREDICTIVE MODELS -

The predictions of B and S_L in extinct birds can be affected by the same sources of error that affect M estimates, which were discussed in the previous chapter. For this reason, the procedure to obtaining the most precise and generalized models in stem-groups was similar to the one mentioned in that chapter (i.e., to test and control for statistical, phylogenetic and ecological biases). Given that MR models have demonstrated to be better than SR and PCR for predicting body mass, B and S_L values were obtained only

from MR equations derived with anatomical measurements. Furthermore, I assumed that the MR models derived for estimating B and S_L were unaffected by taxonomic unevenness and multicollinearity, as happened with the M predictions. Therefore, the process to obtain suitable MR functions for estimating B and S_L followed the following procedure: first, to test for the effects of statistical non-independence between the species of the sample resulting from phylogenetic relationships (Tables 4.1 & 4.6); second, to select the osteological variables that can be used for each stem group (Fig. 4.5, Table 4.8); and finally, to test for the effects of flight adaptations over the MR models obtained (Tables 4.3 & 4.10).

The MR functions provided values of B and S_L that were little biased from a statistical, ecological, phylogenetic and taphonomic point of view (Tables 4.2 & 4.9). The prediction error for wingspan was very low, between 2,6 % and 7,4 %, while the error for lift surface ranged between 5,8 % and 14,2 %. Therefore, the estimates of B and S_L for basal birds (Tables 4.4 & 4.11) can be considered accurate. The three aerodynamic parameters (WL , AR and fa) were calculated from the estimated values of M , B and S_L (Tables 4.13, 4.16 & 4.20). Given that these three variables were estimated with a certain degree of error, it is expected that the obtaining of aerodynamic parameters from two or more estimates will tend to accumulate the error mentioned above. For this reason, the accumulated error was calibrated for the three parameters, which resulted in acceptable values: 15.2-23.1% for wing loading, 7.0-17.8% for aspect ratio, and 14.1% for wingbeat frequency.

- FLIGHT MODE AND SKILLS IN BASAL BIRDS -

Once the distribution of aerodynamic parameters among modern flying birds is known, a comparative analysis of the estimates obtained for the stem birds (Table 4.23) can be performed for characterizing the first evolutionary stages of avian flight.

Archaeopterygidae

The fa values estimated for *Archaeopteryx*, and especially for the Eichstätt specimen, are higher than those of most neognaths with similar M and WL values (Fig. 4.12C). The laterally oriented glenoid facet of the shoulder (Jenkins, 1993; Senter, 2006) limited the amplitude of wingbeat in these basal birds, which would require an increase of

flapping frequency. Given that such increase was not energetically endorsed by a more developed flight musculature in *Archaeopteryx*, as indicates the lack of a keel and a completely ossified breastbone, it seems improbable that *Archaeopteryx* could reach a wingbeat frequency that allowed it to carry out long phases of active flight.

The morphological analyses of wingbones (Chapter 5) also support this hypothesis, because *Archaeopteryx* has a deltopectoral crest relatively longer than in most modern neognaths, which would compensate the high inertial moment posed by its robust radio and its elongated first finger and proximal region of the hand. This anatomical configuration is opposed to an increase in the angular velocity of the movement, which suggests that the individuals of *Archaeopteryx* might not reach the frequency of wing flapping necessary for an active flight.

On the other hand, the *WL* value estimated for *Archaeopteryx* is significantly larger than that of the modern soarers of similar size (Fig. 4.12A). This implies that the *Archaeopteryx* members would reach high speeds in gliding flight. Given that the absence of both a triosseal canal for the supracoracoideum muscle and a modern álula allows to infer a less efficient capacity of control and braking than in the modern birds, it seems also improbable that *Archaeopteryx* performed long gliding flights or could start from a very high position.

The aerodynamic parameters of all specimens of *Archaeopteryx* are within the range of Galliformes and Rallidae (Figs. 4.12 & 4.13), which are birds that do not use to fly and when they do it, they only perform short flights (known as landfowls and rails). These birds can use its flapping wings to obtain an additional impulse to run, jump or climb, especially in the case of juvenile individuals. This support flapping is less dorsoventral and more anteroposterior, which is compatible with the orientation of the glenoid facet in *Archaeopteryx*. Therefore, the most plausible hypothesis for the wing function in *Archaeopteryx* is the obtaining of additional impulse to run, overcome slopes and/or jump, as in many modern neognaths and paleognaths (Dial, 2003; Dial *et al.*, 2008).

Jeholornithidae

The *fa* and *AR* estimates for *Jeholornis* seem to indicate an analogous behavior to that of short flying birds (i.e., landfowls and rails) (Figs. 4.14 & 4.15). Its *WL* is not very

high, which could provide a certain degree of control during the slow flight. This would be increased with the stabilization function of its tail (see Evangelista *et al.*, 2014).

Wing bone morphology (Chapter 5) seems to support a better control of flight than in *Archaeopteryx*, because *Jeholornis* shortened its alular digit and set it closer to the wrist. This provided this digit a better high-lift effectiveness in the region of the wing with a medium profile. Furthermore, the bicipital crest and the distal wing (hand and longest primary feather) are relatively short. This could provide a better control of the flight, as the largest proportion of the wing has a thick profile, the best design for short flights at low speed.

Therefore, it seems that *Jeholornis* was a basal bird that probably spent most of the time foraging on the soil as do modern landfowls and rails, and was capable of carrying out active flapping flights with an acceptable control at relatively low speeds during not excessively long distances.

Confuciusornithidae

The three aerodynamic parameters estimated for the confuciusornithids overlap with the values of *Archaeopteryx* and those modern birds that fly less (landfowls and rails), showing a relatively high flapping frequency (Fig. 4.17C). *Confuciusornis* has also a laterally oriented glenoid facet (Chiappe *et al.*, 1999), which would limit the movement of the wing. This means that the necessary *fa* for performing an active flight should be higher than the estimated value. Its well developed breastbone indicates a pectoral musculature more developed than in *Archaeopteryx*. Hence it cannot be discarded that the energy contribution of the muscle allowed *Confuciusornis* to perform an active flapping flight. The *WL* values are high in relation to body size (Fig. 4.17A), which suggests that they might not fly at low speed and they had limited maneuverability. As a result, the low *fa* due to the anatomical limitation of the shoulder and the high flight speed resulting from a high *WL* would allow them to carry out a flapping flight by means of continuous vortex gait.

Some osteological features of the wing suggest also that *Confuciusornis* should fly by means of continuous vortex gait (Chapter 5). The distal region of the wing was very developed, as indicated by the intermediate length of the distal region of the hand and very long primary feather, which is a profitable design to perform prolonged flights at high speed. On the other hand, other osteological features do not support that

Confuciusornis could fly by means of continuous vortex gait. For example, its deltopectoral crest is developed for compensating the robustness of the skeletal elements, which implies an unfavorable design to develop a high flapping frequency. Furthermore, *Confuciusornis* shows a long alular digit, which is farther positioned from the wrist, and a straight ulna. This indicates that these stem birds did not have the control and the braking ability granted by these characters, both of which would be essential for flying at high speed.

Based on the estimated aerodynamic parameters and on the morphology of wing bones, *Confuciusornis* would be aerodynamically qualified to fly by means of a continuous vortex gait. However, its mechanics of flapping, control of flight and braking had to be different from those of modern neognaths and the remaining basal birds. In addition, the shape of the proximal epiphysis of the humerus and the shape of the coracoid seem to reflect this singular mechanics.

In the case of the most basal genus *Eoconfuciusornis*, its breastbone is not completely ossified, which might be due to the fact that it is a juvenile, and the proximal epiphysis of the humerus is less expanded than in *Confuciusornis*. This would imply that although this bird could fly by means of a continuous vortex gait, its control ability would be much more limited, because the musculature involved in the proximal region of the wing seems to be significantly less developed than in the case of the most modern confuciusornithids.

Sapeornithidae

The individuals of *Sapeornis* have low fa and WL estimates in relation to their calculated M values (Fig. 4.19A, C). Their AR values are moderately high, overlapping with those of neognaths that fly predominantly by means of continental soaring (Figs. 4.19B & 4.20A).

The bone morphology of *Sapeornis* (Chapter 5) agrees with the inference obtained from the aerodynamic parameters, because its deltopectoral crest is relatively long and is therefore well adapted to a low wingbeat frequency. The distal region of the wing is slightly shorter than in the continental soarers, which suggests that *Sapeornis* had a comparatively less aerodynamic advantage to perform extended flights.

Therefore, *Sapeornis* is a stem bird that probably developed a predominantly soaring flight, in a similar way to modern continental soarers as raptors and storks.

However, its flights would be comparatively shorter and the degree of aerial control would be lower.

Enantiornithes

In general terms, the *fa* estimates for Enantiornithes are high values and overlap with those from modern birds that develop an undulating flight by continuous flapping (Fig. 4.21C). The estimated *WL* values are higher than those of flying modern birds of similar size (Fig. 4.21A) and the *AR* values show a wide range of variation (Fig. 4.21B & 4.22A). This seems to indicate that the enantiornithines developed an active flapping flight, being the quails and the small pigeons their modern analogues.

Concerning their skeletal morphology (Chapter 5), the enantiornithines show a deltopectoral crest longer than flapping and bounding modern flyers, which is due to their more robust wing bones. The size of the crest implies that the enantiornithines hardly might reach the flapping frequency necessary for a ballistic flight. Therefore, these stem birds probably developed a continuous flapping flight.

Furthermore, the distal region of the wing in the enantiornithes is the shortest of the clade Aves (Chapter 5). This short distal wing scores within the range of the small-sized birds and might be a structural solution to obtain energetical benefit during continuous flapping, which would represent an alternative to the ballistic flight performed by modern passerines and woodpeckers. On the other hand, the high proportion of the proximal wing (which is thick profiled and therefore is best designed for slow flights), the appearance of a true alula in the vicinity of the wrist and the intermediate curvature of the ulna, all indicate that the enantiornithines had a fine control of flight.

Ornithuromorpha

The largest basal members of Ornithuromorpha analyzed, including *Archaeorhynchus*, *Jianchangornis*, *Yixianornis*, *Yanornis* and *Zhongjianornis*, all have estimated aerodynamic parameters that indicate a continuous flapping flight similar to that of modern landfowls, rails and pigeons (Figs. 4.23 & 4.24).

It seems that these birds had a fine aerial control, as indicated by their osteological morphology: the alular digit is short and close to the wrist (except

Jianchangornis), the distal region of the wing is relatively short and the ulna is highly bowed (Chapter 5).

The smallest basal members of Ornithuromorpha analyzed, *Hongshanornis* and *Longicrusavis*, have *WL* estimates higher than those of flapping and bounding modern flyers (Fig. 4.23A), which allows to discard that these two ornithuromorphs could fly by this procedure. Probably, they had a flapping flight with low maneuverability, similar to that of modern quails. *Longicrusavis* has also a very low *AR* value (Fig. 4.24B). This condition, together with its high *WL*, would entail an energetically expensive flight. Therefore, this stem bird could not probably perform extended flights. On the other hand, the *AR* estimate obtained for *Hongshanornis* is higher, which would provide it a better aerodynamic advantage than in its closest relative *Longicrusavis*.

This is also supported from an anatomical point of view (Chapter 5). Both *Hongshanornis* and *Longicrusavis* might not reach the flapping frequency necessary for a ballistic flight due to their deltopectoral crest, which is significantly more developed than in the modern flapping and bounding flyers. As in the previous cases, the size and position of the alular digit, the short distal region of the wing and the highly curved ulna, all seem to indicate that both stem ornithuromorphs had a fine maneuverability and flight control.

The most derived extinct members of Ornithuromorpha analyzed, including *Gansus*, *Apsaravis* and *Ichthyornis*, all have *WL*, *AR* and *fa* values that suggest that these birds flew by means of continuous flapping (Figs. 4.23 & 4.24). The high *AR* values of the wings provided a high aerodynamic advantage, which would allow them to perform extended flights (Fig. 4.24A). A modern analogue for their flight mode is the shorebird (non-web footed Charadriiformes). *Apsaravis* had high values of *fa*, *WL* and *AR*, which would make it difficult to perform flight control at low speeds. On the other hand, *Gansus* and *Ichthyornis* could alternate phases of continuous flapping and dynamic soaring, in a similar way to modern gulls (truly, in a lesser degree, because *Gansus* and *Ichthyornis* have values of *fa* and *WL* slightly higher than gulls).

The robustness of the radius of *Gansus* and *Apsaravis* (*Ichthyornis* could not be analyzed) plots within the range of modern birds, but this bone element is less robust than in the remaining stem ornithuromorphs. This can be due to the acquisition of a modern propatagium, as indicated by the appearance of the extensor process in the alular metacarpal, which helped the radius to support the axial efforts produced during

flight. Furthermore, *Gansus* shows the proximal region of the hand and the alular digit shorter than the remaining stem ornithuromorphs analyzed (these traits could not be estimated for *Apsaravis*). The decrease in robustness of the radius and the shortening of the hand and alular digit reduce the mass of the wing, therefore reducing the inertial moment. This allows to shorten the deltopectoral crest without losing mechanical advantage. Furthermore, the approach of the alula to the wrist and the high curvature of the ulna indicate that *Gansus* had a fine flight control.

ECOMORPHOLOGICAL SHAPE VARIATION OF WING BONES

(Chapter 5)

- BACKGROUND AND OBJECTIVES -

The lengths of the major limb bones have been frequently used for obtaining ecological inferences in Vertebrate Paleontology and, specifically, there are many studies focused on the prediction of the behavior of primitive birds (v.g. Middleton and Gatesy, 2000; Zeffert *et al.*, 2003; Nudds *et al.*, 2007, 2010, 2013; Dyke and Nudds, 2008; Wang *et al.*, 2011a, 2011b; Bell and Chiappe, 2011). Other studies have used the variables mentioned above to explore the evolution of the forelimb throughout the lineage of theropod dinosaurs (v.g. Benson and Choniere, 2013). Nevertheless, a functional study based only on the lengths of the limb elements might be a simplistic approach (Habib and Ruff, 2008), as it would not consider functional effects from other important variables, for example the thickness of the bone epiphysis and diaphysis, or the size of the muscular insertion areas. A number of more complete morphofunctional studies either did not analyze fossil birds (v.g. Casinos and Buckle, 2001; De Margerie *et al.*, 2005; Simons *et al.*, 2011) or, in those that including them, ecological aspects other than flight mode were inferred (v.g. Hinchliffe and Motani, 2010; Bell and Chiappe, 2011).

Therefore, it is necessary to carry out a morphofunctional analysis focused on the avian flight, which should include the highest number of morphological traits of the forelimb as possible and a good representation of the main avian stem taxa. This analysis will be developed in this chapter by means of principal component analysis

(PCA), in the pursuit of the following objectives: (1) to explore the main morphological changes that took place in the skeletal elements of forelimb during the evolution of the clade Aves, identifying the effects derived from size changes, phylogeny and adaptation; (2) to establish functional hypotheses on the flight modes of stem birds; and (3) to confirm or refute the aerodynamic inferences obtained in Chapter 4.

-WING BONE SHAPE VARIATION AND FUNCTIONAL IMPLICATIONS-

The changes in length proportions between the skeletal elements of the forelimb are the aspect most studied of bird ecomorphology. However, the results obtained in this study show that these changes are not the main source of shape variation within the avian clade. This is probably due to the fact that the analysis of the proportions between the arm, the forearm and the hand does not account for the functional effects from other important variables such as bone epiphyseal and diaphyseal thickness, or the size of the areas where the muscles insert. These questions are further analyzed in this chapter and it is concluded that more than 70% of the original variance is concentrated on four morphological changes.

The main shape variation of the avian forelimb skeleton (~35%) is a negative allometric change in the robustness of the supporting elements of the wing (i.e., humerus, ulna and major metacarpal) (Tables 5.4, 5.5 & 5.6). This change allowed flying birds to increase their body size reducing the energetical disadvantages derived from an increase in the inertial moment of the wing and in the size of its associated muscles.

The energetic benefit of reducing bone robustness run in parallel to the gradual increase in body size during the evolutionary history of the birds (Table 5.8). This indicates a structural adaptation to support the stresses generated during flight. This allometric pattern only affected the ulna in the most basal birds. Subsequently, from the taxa Sapeornithidae + Ornithothoraces onwards, the humerus also tended to decrease in robustness with the increment of body size. Finally, there is a covariation of the three elements between the modern birds.

The allometric variation in the robustness of the humerus and ulna jointly allowed the flying birds to radiate diffusively (i.e., no directional change) in body size at the base of Pygostylia (not for *Confuciusornis*). This phenomenon is associated with

anatomical changes in the forelimb, described by previous authors, as the reduction of the pygostyle (Gatesy & Dial, 1996) and the acquisition of the modern configuration of the shoulder (Jenkins, 1993; Senter, 2006; Baier *et al.*, 2007), which implied an increase of flight ability. This was also related to an increase of the rate of change in the hindlimbs and to an increase in the cladogenesis of the lineage (Benson *et al.*, 2013). All this seems to reflect an event of adaptive radiation at the base of Pygostylia.

Archaeopteryx and *Confuciusornis* show an intra- or interspecific allometry for the robustness of wing elements, which is the opposite to the evolutionary allometry observed for the whole sample of birds (Fig. 5.5).

The main non-allometric change in the avian wing bones (~16%) has a phylogenetic component towards the crown-group. There is a tendency in which the radius decreases in robustness (due to the appearance of the propatagium), while the alular digit shortens and approaches the wrist (Table 5.5; Figs. 5.6, 5.7 & 5.8). This allowed improving its aerodynamic control in low speed flight. Such morphological changes reduced the inertial moment of the wings, which resulted in a less developed insertion area for the flight muscles and a shorter humeral deltopectoral crest. In summary, these morphological changes would have been selected jointly along the avian clade due to two factors: on the one hand, the need to obtain a higher mechanical advantage during wing flapping (thanks to the appearance of the propatagium); on the other one, to increase the aerodynamic benefit provided by the alular digit.

Another outstanding non-allometric change in the bird forelimb (~10%) refers to the length of the distal region of the hand (major metacarpal and major digit) (Table 5.5). The wings that show this region relatively elongated allow to develop extended and fast flights. In contrast, those in which the distal region relatively is short allow a higher flight control and maneuverability at low speed. This change is associated with the length of the bicipital crest, because the longer the distal region of the hand is, the larger will be the musculature that folds the wing (i.e., biceps).

The degree of sagittal curvature of the ulna is another important source of non-allometric variation for the avian forelimb (~8%) (Table 5.5). A very curved ulna allows to accommodate a higher quantity of muscles in the forearm for controlling hand movements (Videler, 2005). In addition, this curvature allows the secondary feathers to lean down, which results in a profile configuration that increases the lift during flight at slow speed (Pennycuick, 2008). Furthermore, a more curved ulna is associated to a

more robust hand, which results in a higher structural support for the wings. This may be a strategy to support high loads during flight, as an alternative to the increase in robustness of the supporting elements (PC1). As discussed previously, large birds have relatively less robust bones and, for this reason, the increase of ulna curvature and hand robustness might be a structural solution for these birds in order to increase wing strength.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis directores de tesis la oportunidad de formarme y llevar a cabo esta investigación bajo su dirección. También, el haber depositado una elevada confianza en mí, que se reflejó en la libertad de acción que siempre tuve para desarrollarla. Por un lado, el Dr. Paul Palmqvist, siendo yo todavía un alumno de licenciatura, me propuso que elaborara un trabajo para la asignatura de Paleobiología sobre un tema que yo desconocía por completo, la evolución del linaje de las aves. Gracias Paul por creer en mí desde ese primer día, por tus charlas de tan elevado nivel (académico o no), por tu disposición a escucharme siempre, tu tolerancia con mi terquedad (puesta a prueba con la revisión del manuscrito del ZJLS), tu consejo y, cómo no, tu esfuerzo y supervisión, que han permitido que este trabajo salga adelante. Por otro lado, mi más sincera gratitud hacia el Dr. José Luis Sanz por aceptar la codirección de esta tesis desde el primer momento, pese a ser una persona de la que ya sabía que, por su trayectoria, tiene el tiempo muy ocupado. Gracias Pepelu por tu ánimo constante a lo largo de estos años, por tu ayuda permanente, por transmitirme tu entusiasmo con cada nuevo resultado, por tu sabiduría y tu consejo, y por supuesto, por tu trabajo de supervisión.

Además, numerosas personas han influido directa o indirectamente en que esta tesis doctoral se haya llevado a cabo. Sin ánimo de hacer una lista exhaustiva, por lo que ruego me perdonen cualquier omisión involuntaria, me gustaría enumerarlas siguiendo un cierto orden cronológico.

Como no podía ser de otra manera, empiezo dando las gracias a mis padres, Kiko y Paqui, por haberme educado transmitiéndome unos valores de trabajo y esfuerzo que en gran medida han forjado la persona que soy hoy. También les agradezco su cariño y su apoyo para que yo persiguiera mis metas, incluso cuando no comprendían muy bien para qué sirve esto de la Paleontología y dónde puede llevarme. Gracias también a mi hermana Adriana por su apoyo y cariño constante, y por seguir siendo tan pequeña, y a mi hermano Sandro por los buenos momentos vividos. Agradezco también el gran apoyo y cariño recibido por parte de mi suegra Antoñita, de mis tíos, primos y cuñados, así como, de mis pequeños sobrinos.

Un agradecimiento muy especial para Juan Domínguez (tito Juan), quien empezó a llevarme al campo prácticamente desde que empecé a andar y que, aún hoy, casi treinta años después, sigue llevándome y sigue siendo “el gacela” y “el brújula”. Gracias por descubrirme lo maravillosa que es la naturaleza, en general, y el mundo de las aves, en particular, que es lo que en gran medida hizo que me convirtiera en naturalista y biólogo. Gracias por tu constante interés en mi vida y en mi trabajo, y, como no, por nuestras discusiones. Esta tesis es tan tuya como mía.

Ya en el ámbito universitario, gracias a mi amigo Juanjo Pérez, biólogo de bata (con corazón de bota) con el que estudié la carrera de Biología codo con codo, por todas las discusiones (científicas o no) y las experiencias que compartimos, que te han convertido en un hermano para mí. Gracias también al profesor Don José María Gonzalez Donoso, por sus clases magistrales durante la carrera, que despertaron en mí un interés profundo sobre la biología evolutiva. Gracias igualmente a mis profesores de la Facultad de Ciencias, de los que pude aprender a apreciar otras ramas de la Biología. Dentro del departamento de Ecología y Geología, mi particular agradecimiento al Dr. Borja Figueirido, con quien aprendí a trabajar en el campo de la paleobiología y la ecomorfología aplicada a los Carnívoros, colaborando con él en varias de sus investigaciones (esos maravillosos pandas). Además de amigo, le considero un espejo donde mirarme, debido a su capacidad de trabajo y a su brillantez intelectual. Gracias también a Alberto Martín Serra (por tres días no llevas delante el “Dr.”), mi compañero de fatigas, por todos los agobios que hemos compartido y por las innumerables discusiones que hemos tenido sobre los resultados de nuestras tesis, que tanto me sirvieron para aclarar mis ideas. Espero haber aportado a tu tesis al menos una pequeña fracción de lo que tú lo has hecho a la mía. También quiero agradecer al Dr. Juan Antonio Pérez Claros por sus consejos, sus ánimos para seguir avanzando (“Kiko, se te está poniendo cara de doctor”) y, no menos importante, su permeable optimismo ante las vicisitudes de la ciencia. Gracias al Dr. Antonio Guerra por los buenos ratos que hemos compartido, por estar siempre disponible para escucharme, por su positivismo y, especialmente, por las charlas de sobremesa (y el tiramisú). Gracias también a Malen por facilitarnos la vida a los becarios con una sonrisa siempre en la cara. Gracias a los Drs. Dolores Linares Rodríguez y Francisco Serrano Lozano, con quienes aprendí realmente a apreciar la Geología cuando me instruyeron con vistas a impartir mis primeras clases. Mi agradecimiento también para los actuales becarios del área de

Paleontología, Coca y Álex, para los paleontólogos de Orce, Patro y Sergio, y para la gente de Hidrogeología, Matías, Damián, Juan Antonio, Manolo y Begoña, porque el ambiente de trabajo junto a ellos ha sido siempre inmejorable. Gracias también al Dr. Javier Palomo del Departamento de Zoología, con quien disfruté como un enano en sus clases, por cederme amablemente la colección entera del *Handbook of the Birds of the World*.

En las numerosas estancias en Madrid durante los cursos de doctorado, para estudiar material o para visitar a mi codirector, he coincidido con muchas personas a las que tengo un gran aprecio. Gracias a mi amigo Aitor Sopelana (geólogo de los buenos) por dejarme dormir en su casa cuando lo he necesitado y por tantos buenos ratos que hemos pasado juntos. Igualmente, a Álvaro López por ser tan buena gente. Además de ellos dos, mi agradecimiento para Mercedes Llandres, Hugo Martín, Ioannis Sarris y Beatriz Chamero, con los que también he compartido buenos momentos, ya sea en Madrid, en Cuenca o incluso en Las Vegas. Gracias también a la Dra. Ángela Buscalioni y al Dr. Jesús Marugán-Lobón, con quienes aprendí mucho durante los cursos de doctorado y que, desde un principio, me mostraron su interés en este proyecto. Gracias también a Jesús por aceptar formar parte del tribunal de la tesis. Mi gratitud para Oscar Sanisidro (un verdadero paleo-artista) por las buenas cervezas que nos hemos tomado hablando de paleontología o de cualquier cosa, y especialmente por encargarse al final de la portada de la tesis pese a no tener tiempo ni para dormir. Mi más sincero agradecimiento al Dr. José Meseguer por su predisposición inicial para colaborar en este trabajo, así como por aceptar formar parte del tribunal evaluador. Gracias también a los miembros del grupo de anillamiento Horus, con quien pude compartir algunas jornadas de campo, y muy especialmente a Alfonso Villarán, por su hospitalidad y por sus buenos consejos.

En cuanto a las instituciones que he podido visitar, quiero agradecer a Josefina Barreiro el darme acceso y material en préstamo de la colección de aves del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid). Gracias también al Dr. Robert Faucett por supervisar mi estancia en el *Burke Museum* de la Universidad de Washington (Seattle, EEUU) y por facilitarme el trabajo allí. Mi gratitud también con el Dr. Zhonghe Zhou por permitirme estudiar los fósiles depositados en el *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology* (Beijing, China). Gracias también a la Dra. Jingmai O'Connor y

al Dr. Corwin Sullivan, que hicieron más llevadera mi estancia en China. Además, gracias a Corwin por aceptar ser miembro del tribunal evaluador de esta memoria.

Mi más sincero agradecimiento al Dr. Luis Chiappe por su interés en esta investigación y por apostar por mí para trabajar con él en un futuro próximo, cuando apenas me conocía, lo que supone un verdadero privilegio y me permite establecer mis siguientes metas. Gracias también a Luis por encontrar un hueco en su apretada agenda para ser miembro del tribunal de la tesis. Igualmente, gracias al Dr. Adriá Casinos por aceptar formar parte del tribunal y, también, por enviarme amablemente todos los artículos suyos que le he solicitado. Mi gratitud también al Dr. Jorge Cubo por hacer de evaluador externo para la mención internacional de la tesis con muy poco margen de tiempo, por sus consejos y por sus ánimos. Del mismo modo, gracias al Dr. Nicolás Campione, también evaluador externo, por su buena predisposición y por sus exhaustivas revisiones, siempre enriquecedoras.

En el plano más personal, quiero agradecer especialmente a mis amigos David Márquez y Moisés Pozo su apoyo y su amistad desde hace tantos años, y el estar siempre que los he necesitado. Gracias a Michel López y a Maite Alangua por hacer que la estancia en Seattle se convirtiera en una experiencia inolvidable, también por vuestro apoyo y cariño. Muchas gracias a Chema Aguilera y a Cristina López (mis compadres) por su apoyo, por sus ánimos y por compartir tantos buenos momentos, los cuales me han permitido desconectar y disfrutar del poco tiempo libre que la tesis me ha dejado. Gracias simplemente por estar ahí.

Finalmente, y no por último, mi mayor agradecimiento se dirige a mi mujer Patri, a quien dedico esta tesis. Gracias por tu comprensión, apoyo y paciencia respecto a mi trabajo y a la “dichosa” tesis, que en muchos casos te han supuesto un gran sacrificio personal. Gracias por soportar mis rarezas y mis agobios, especialmente durante este último año. También por levantarme en los malos momentos, por transmitirme esa alegría que tanto me llena y por hacerme disfrutar de cada segundo que pasamos juntos. Sé (esto no admite discusión ni contraste de hipótesis) que no existe mejor compañera de viaje. Gracias por ser mis alas.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberch P. 1989. The logic of monsters: evidence for internal constraint in development and evolution. *Geobios*, 22, 21-57.
- Alexander RM. 1968. Animal mechanics. University of Washington Press, Seattle.
- Alexander RM, Jayes AS, Maloiy GMO, Wathuta EM. 1981. Allometry of the leg muscles of mammals. *Journal of Zoology*, 194(4), 539-552.
- Alexander RM. 1983. Allometry of the leg bones of moas (Dinornithes) and other birds. *Journal of Zoology* 200:15-23.
- Alexander RM. 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 83(1), 1-25.
- Alexander RM. 2006. Dinosaur biomechanics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1596), 1849-1855.
- Alexander DE, Gong E, Martin LD, Burnham DA, Falk AR. 2010. Model tests of gliding with different hindwing configurations in the four-winged dromaeosaurid *Microraptor gui*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(7), 2972-2976.
- Allen V, Bates K, Li Z, Hutchinson J. 2013. Linking the evolution of body shape and locomotor biomechanics in bird-line Archosaurs. *Nature* 497: 104-107.
- Alvarez JC, Meseguer J, Meseguer E, Pérez A. 2001. On the role of the alula in the steady flight of birds. *Ardeola*, 48(2), 161-173.
- Andersson M, Wallander J. 2004. Kin selection and reciprocity in flight formation?. *Behavioral Ecology*, 15(1), 158-162.
- Aristóteles: Partes de los animales. Introducción, traducción y notas de Elvira Jiménez Sánchez-Escariche, Gredos, Madrid, 2000. (PA IV 694b, 13-15)
- Askew GN, Ellerby DJ. 2007. The mechanical power requirements of avian flight. *Biological Letters* 3: 445-448.
- Atanassov MN, Strauss R, 2002. How much did *Archaeopteryx* and *Quetzalcoatlus* Weigh? Estimation of the mass of fossil organisms by multivariate analysis of bone dimensions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 33A (abstract).
- Bachmann T, Emmerlich J, Baumgartner W, Schneider JM, Wagner H. 2012. Flexural stiffness of feather shafts: geometry rules over material properties. *The Journal of experimental biology*, 215(3), 405-415.
- Baier DB, Gatesy SM, Jenkins FA. 2007. A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight. *Nature*. 445: 307-310.
- Bailey JP, DeMont M (1991) The function of the wishbone. *Canadian Journal Of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* 69: 2751-2758.
- Balanoff AM, Bever GS, Rowe TB, Norell MA. 2013. Evolutionary origins of the avian brain. *Nature* 50: 93-96.

- Balda R, Caple G, Willis W. 1985. Comparison of the gliding to flapping sequence with the flapping to gliding sequence. In *The beginnings of birds*, M Hecht, J. Ostrom, J. Viohl and P. Wellnhofer, eds. Freunde des Jura Museums, Eichstätt, pp. 267-277.
- Balmford A, Jones IL, Thomas ALR. 1993. On avian asymmetry: selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **252**:245-251.
- Bannasch R. 2001. From soaring and flapping bird flight to innovative wing and proper constructions. Fixed and flapping wing for micro air vehicle applications, TJ Muller, ed. *Progress in Astronautics and Aeronautics*, Vol 195, pp 453-471.
- Bapst DW. 2014. Assessing the effect of time-scaling methods on phylogeny-based analyses in the fossil record. *Paleobiology* 40 (3):331-351.
- Barale G. 1995. The fossil flora Megarests and Microrests. 31–38. In Martínez-Delclós, ed. *Montsec & Montral-Alcover. Two Konservat-Lagerstätten Catalonia, Spain*. Institut d'Estudis Ilerdencs, Lleida, Spain, 97 pp.
- Barker FK, Cibois A, Schikler P, Feinstein J, Cracraft J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101(30):11040-11045.
- Barrett PM, McGowan AJ, Page V. 2009. Dinosaur diversity and the rock record. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, DOI: 10.1098/rspb.2009.0352.
- Baumel JJ, King AS, Breazile J, Evans H, Vanden Berge JC. 1993. *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Cambridge. Massachusetts.
- Bell A, Chiappe L. 2011. Statistical approach for inferring ecology of Mesozoic birds. *Journal of Systematic Palaeontology* 9: 119-133.
- Bell E, Andres B, Goswami A. 2011. Integration and dissociation of limb elements in flying vertebrates: a comparison of pterosaurs, birds and bats. *Journal of evolutionary biology*, 24(12): 2586-2599.
- Benson RB, Choiniere JN. 2013. Rates of dinosaur limb evolution provide evidence for exceptional radiation in Mesozoic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1768), 20131780.
- Benson RB, Campione NE, Carrano MT, Mannion PD, Sullivan C, Upchurch P, Evans DC. 2014. Rates of dinosaur body mass evolution indicate 170 million years of sustained ecological innovation on the avian stem lineage. *PLoS Biology* 12: e1001853.
- Benton MJ. 2008. How to find a dinosaur, and the role of synonymy in biodiversity studies. *Paleobiology*, 34(4): 516-533.
- Benton MJ. 2009. *Vertebrate palaeontology*. John Wiley & Sons.
- Benz B, Robbins MB, Peterson A. 2006. Evolutionary history of woodpeckers and allies (Aves: Picidae): Placing key taxa on the phylogenetic tree. *Mol. Phylogenet. Evol.* 40:389-399.
- Bergmann U, Morton RW, Manning PL, Sellers WI, Farrar S, Huntley KG, Larson, P. 2010. Archaeopteryx feathers and bone chemistry fully revealed via synchrotron imaging. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(20), 9060-9065.
- Berner RA. 1997. The Rise of Plants and Their Effect on Weathering and Atmospheric CO₂. *Science* 276, 544-545.

- Berner RA. 2006. Geological nitrogen cycle and atmospheric N₂ over Phanerozoic time. *Geology*, 34(5), 413-415.
- Biknevičius AR. 1999. Body mass estimation in armoured mammals: cautions and encouragements for the use of parameters from the appendicular skeleton. *Journal of Zoology* 248: 179-187.
- Blob RW, Biewener AA. 2001. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Experimental Biology* 204: 1099-1122.
- Blondeau J, Richeson J, Pines DJ. 2003. Design, development and testing of a morphing aspect ratio wing using an inflatable telescopic spar. *American Institute of Aeronautics and Astronautics paper*, 1718, 7-10.
- Bock WJ. 1970. Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. *Evolution*, 704-722.
- Bock WJ. 1986. The arboreal origin of avian flight. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, 8, 57-72.
- Bowerman BL, O'Connell RT. 1990. Linear Statistical Models: An Applied Approach. Duxbury Press, California.
- Brenner P, Gelmacher W, Schroeder R. 1974. Ostrakoden und Alter der Plattenkalk von Robies (Sra. del Montsec), Prov. Lérida, NE-Spanien. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, Monatshefte 9, 513-524.
- Brett-Surman MK, Paul GS. 1985. A new family of bird-like dinosaurs linking Laurasia and Gondwanaland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5(2), 133-138.
- Brewer ML, Hertel F. 2007. Wing morphology and flight behavior of pelecaniform seabirds. *Journal of morphology*, 268(10), 866-877.
- Brockelhurst N, Upchurch P, Mannion P, Brockelhurst, O'Connor J. 2012. The completeness of the Fossil Record of Mesozoic Birds: Implications for Early Avian Evolution. *Plos One* 7: e39056.
- Brodkorb P. 1963. *Catalogue of fossil birds*. University of Florida.
- Brower JC, Venius J. 1981. Allometry in pterosaurs. *The University of Kansas Paleontological Contributions* 105: 1-32.
- Brown CM, Evans DC, Campione NE, O'Brien LJ, Eberth DA. 2013. Evidence for taphonomic size bias in the Dinosaur Park Formation (Campanian, Alberta), a model Mesozoic terrestrial alluvial-paralic system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 372:108-122.
- Brown JW, Payne RB, Mindell DP. 2007. Nuclear DNA does not reconcile 'rocks' and 'clocks' in Neoaves: a comment on Ericson *et al.* *Biol Lett*, 3:257-259.
- Brown RE, Baumel JJ, Klemm RD. 1995. Mechanics of the avian propatagium: Flexion-extension mechanism of the avian wing. *Journal of Morphology*, 225(1), 91-105.
- Bruderer B, Peter D, Boldt A, Liechti F. 2010. Wing-beat characteristics of birds recorded with tracking radar and cine camera. *Ibis* 152: 272-291.
- Bruderer B, Boldt A. 2001. Flight characteristics of birds. *Ibis*, 143(2), 178-204.
- Bruun B, Delin H, Svensson L. 1990. Guía de Campo de las Aves de España y de Europa. Ediciones Omega. Pp. 90-91.

- Buchholz JH, Smits AJ. 2006. On the evolution of the wake structure produced by a low-aspect-ratio pitching panel. *Journal of fluid mechanics*, 546, 433-443.
- Budyko MI, Ronov AB, Yanshin AL. 1985. Changes in the chemical composition of the atmosphere during the Phanerozoic. *International Geology Review*, 27(4), 423-433.
- Buffetaut E, Grellet-Tinner G, Suteethorn V, Cuny G, Tong H, Košir A, Le Loeuff J. 2005. Minute theropod eggs and embryo from the Lower Cretaceous of Thailand and the dinosaur-bird transition. *Naturwissenschaften*, 92(10): 477-482.
- Burgers P, Chiappe LM. 1999. The wing of Archaeopteryx as a primary thrust generator. *Nature*, 399 (6731): 60-62.
- Butler RJ, Goswami A. 2008. Body size evolution in Mesozoic birds: little evidence for Cope's rule. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1673-1682.
- Calder WA. 1984. Size, Function, and Life History. Harvard University Press, Cambridge.
- Campbell KE, Marcus L. 1992. The relationships of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series*, 36: 395-412.
- Campione N, Evans D. 2012. A universal scaling relationship between body mass and proximal limb bone dimensions in quadrupedal terrestrial tetrapods. *BMC Biology* 10: 60.
- Campione NE, Evans DC, Brown CM, Carrano MT. 2014. Body mass estimation in non-avian bipeds using a theoretical conversion to quadruped stylopodial proportions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(9), 913-923.
- Canals M, Grossi B, Iriarte-Díaz J, Veloso C. 2005. Biomechanical and ecological relationships of wing morphology of eight Chilean bats. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78, 215-227.
- Carrano MT. 1998. Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology. *Paleobiology* 24: 450-469.
- Carrano MT, Biewener AA. 1999. Experimental alteration of limb posture in the chicken (*Gallus gallus*) and its bearing on the use of birds as analogs for dinosaur locomotion. *Journal of Morphology*, 240(3), 237-249.
- Carrano MT. 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology*, 26(3), 489-512.
- Carrano MT. 2001. Implications of limb bone scaling, curvature and eccentricity in mammals and non-avian dinosaurs. *Journal of Zoology* 254: 41-55.
- Carrano MT. 2006. Body-Size Evolution in the Dinosauria. *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds, and reptiles*, 225.
- Carrier D, Leon LR. 1990. Skeletal growth and function in the California gull (*Larus californicus*). *Journal of Zoology*, 222(3), 375-389.
- Casinos A, Cubo J. 2001. Avian long bones, flight and bipedalism. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 131(1), 159-167.
- Cau A, Arduini P. 2008. *Enantiophoenix electrophyla* gen. et sp. nov. (Aves, Enantiornithes) from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Lebanon and its phylogenetic relationships. *Atti della Società italiana di scienze naturali e del museo civico di storia naturale di Milano*, 149(2), 293-324.
- Cawley GC, Janacek GJ. 2010. On allometric equations for predicting body mass of dinosaurs. *Journal of Zoology* 280: 355-361.

- Chan NR, Dyke GJ, Benton MJ. 2013. Primary feather lengths may not be important for inferring the flight styles of Mesozoic birds. *Lethaia*, 46(2), 146-153.
- Chatterjee S, Templin RJ. 2003. The flight of Archaeopteryx. *Naturwissenschaften*, 90(1), 27-32.
- Chatterjee S, Templin RJ, Campbell KE. 2007. The aerodynamics of *Argentavis*, the world's largest flying bird from the Miocene of Argentina. *Proceedings of National Academy of Sciences* 104:12398–12403.
- Chatterjee S, Templin RJ. 2007. Biplane wing planform and flight performance of the feathered dinosaur *Microaptor gui*. *Proceedings of National Academy of Sciences* 104: 1576-1580.
- Cheverud JM. 1982. Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 59(2), 139-149.
- Chiappe LM. 2001. Phylogenetic relationships among basal birds. In *New perspectives on the origin and early evolution of birds: proceedings of the international symposium in honor of John H. Ostrom* (pp. 125-139). New Haven, CT: Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Chiappe LM. 2007. *Glorified dinosaurs: the origin and early evolution of birds*. John Wiley & Sons. Inc., Hoboken. New Jersey, 263 pp.
- Chiappe LM, Calvo JO. 1994. *Neuquenornis volans*, a new Late Cretaceous bird (Enantiornithes: avisauridae) from Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(2), 230-246.
- Chiappe LM, Ji SA, Ji Q, Norell MA. 1999. Anatomy and systematics of the Confuciusornithidae (Theropoda, Aves) from the late Mesozoic of northeastern China. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 242.
- Chiappe LM, Dyke GJ. 2002. The Mesozoic radiation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 91-124.
- Chiappe LM, Witmer LM. 2002. *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley.
- Chiappe LM, Suzuki S, Dyke GJ, Watabe M, Tsogtbaatar K, Barsbold R. 2007. A new enantiornithine bird from the Late Cretaceous of the Gobi Desert. *Journal of Systematic Palaeontology*, 5(02), 193-208.
- Chiappe LM, Marugán-Lobón J, Zhou Z. 2008. Life history of a basal bird: morphometrics of the Early Cretaceous Confuciusornis. *Biology letters*, 4(6), 719-723.
- Chiappe LM, Marugán-Lobón J, Chinsamy A. 2010. Palaeobiology of the Cretaceous bird Confuciusornis: a comment on Peters & Peters (2009). *Biology letters*, rsbl20091057.
- Chiappe LM, Zhao B, O'Connor JK, Chunling G, Wang X, Habib M, Cheng, X. 2014. A new specimen of the Early Cretaceous bird Hongshanornis longicresta: insights into the aerodynamics and diet of a basal ornithuromorph. *PeerJ*, 2, e234.
- Chinsamy A, Chiappe LM, Marugán-Lobón J, Chunling G, Fengjiao Z. 2013. Gender identification of the Mesozoic bird Confuciusornis sanctus. *Nature Communications* 4: 1381.
- Christiansen P. 1998. Strength indicator values of theropod long bones, with comments on limb proportions and cursorial potential. *Gaia* 15, 241–255.
- Christiansen P. 1999. Scaling of the limb long bones to body mass in terrestrial mammals. *Journal of Morphology* 239, 167–190.

- Christiansen P. 1999. Long bone scaling and limb posture in nonavian theropods: evidence for differential allometry. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19, 666–680.
- Christiansen P. 2002. Locomotion in terrestrial mammals: the influence of body mass, limb length and bone proportions on speed. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 685–714.
- Christiansen P, Fariña R. 2004. Mass prediction in theropod dinosaurs. *Historical Biology* 16: 85-92.
- Clark JM, Norell MA, Makovicky PJ. 2002. Cladistic approaches to the relationships of birds to other theropod dinosaurs. *Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs* (Chiappe, LM; Witmer, LM, 31-60.
- Clarke JA. 2004. Morphology, phylogenetic taxonomy, and systematics of Ichthyornis and Apatornis (Avialae: Ornithurae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-179.
- Clarke JA, Norell M. 2002. The Morphology and Phylogenetic Position of *Apsaravis ukhaana* from the Late Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates* 3387.
- Clarke JA, Tambussi CP, Noriega JJ, Erickson GM, Ketchum RA. 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature*, 433(7023), 305-308.
- Clarke JA, Zhou Z, Zhang F. 2006. Insight into the evolution of avian flight from a new clade of Early Cretaceous ornithurines from China and the morphology of *Yixianornis grabaui*. *Journal of anatomy*, 208(3), 287-308.
- Clarke A, Rothery P, Isaac NJ. 2010. Scaling of basal metabolic rate with body mass and temperature in mammals. *Journal of Animal Ecology*.79: 610-619.
- Clauset A, Schwab DJ, Redner S. 2009. How Many Species Have Mass *M*? *American Naturalist* 173: 256-263.
- Clemente CJ, Withers PC, Thompson G, Lloyd D. 2011. Evolution of limb bone loading and body size in varanid lizards. *Journal of Experimental Biology* 214: 3013-3020.
- Clements JF, Schulenberg TS, Iliff MJ, Sullivan BL, Wood CL, Roberson D. 2011. The Clements checklist of birds of the world. Version 6.6. Available from <http://www.birds.cornell.edu>
- Close RA, Vickers-Rich P, Trusler P, Chiappe LM, O'connor J, Rich TH, Komarower P. 2009. Earliest Gondwanan bird from the Cretaceous of southeastern Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2), 616-619.
- Close RA, Rayfield EJ. 2012. Functional morphometric analysis of the furcula in Mesozoic birds. *PloS one*, 7(5), e36664.
- Tickle PG, Ennos AR, Lennox LE, Perry SF, Codd JR. 2007. Functional significance of the uncinate processes in birds. *Journal of experimental biology*, 210(22), 3955-3961.
- Colbert EH. 1962. The weights of dinosaurs. *Am. Mus. Novit.*, 2076:1–16.
- Cooper A, Penny, D. 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: molecular evidence. *Science*, 275(5303), 1109-1113.
- Cracraft, J. 1986. The origin and early diversification of birds. *Paleobiology*, 383-399.
- Cubo J, Casinos A. 1994. Scaling of skeletal element mass in birds. *Belgian Journal of Zoology (Belgium)*, 124: 127-137.
- Cubo J, Menten L, Casinos A. 1999. Sagittal long bone curvature in birds. In *Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale* (Vol. 20, No. 4, pp. 153-159). Elsevier Masson.

- Cubo J, Casinos A. 1998. Biomechanical significance of cross-sectional geometry of avian long bones. *European Journal of Morphology* 36: 19-28.
- Cubo J, Casinos A. 2000. Mechanical properties and chemical composition of avian long bones. *European journal of morphology*, 38(2), 112-121.
- Currie PJ, Chen PJ. 2001. Anatomy of *Sinosauropteryx prima* from Liaoning, northeastern China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 38(12), 1705-1727.
- Damuth J, MacFadden BJ. 1990. Body size in Mammalian Paleobiology: estimation and biological implications. Cambridge University Press. Cambridge.
- Darlington RB. 1990. Regression and Linear Models. McGraw-Hill. New York.
- De Esteban-Trivigno S, Köhler M. 2011. New equations for body mass estimation in bovids: testing some procedures when constructing regression functions. *Mammalian Biology* 76: 755-761.
- De Esteban-Trivigno S, Mendoza M, De Renzi M. 2008. Body mass estimation in Xenarthra: a predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial placentals? *Journal of Morphology* 269:1276-1293.
- De Margerie E, Sanchez S, Cubo J, Castanet J. 2005. Torsional resistance as a principal component of the structural design of long bones: Comparative multivariate evidence in birds. *Anatomical Record Part A* 282A: 49-66.
- De Renzi M. 2009. Evolución y registro fósil: hacia una perspectiva más amplia. *Ludus Vitalis*, 17(32), 231-246.
- Dececchi TA, Larsson HC. 2009. Patristic evolutionary rates suggest a punctuated pattern in forelimb evolution before and after the origin of birds. *Paleobiology*, 35(1), 1-12.
- Dececchi TA, Larsson HC. 2011. Assessing arboreal adaptations of bird antecedents: testing the ecological setting of the origin of the avian flight stroke. *PloS one*, 6(8), e22292.
- Dececchi TA, Larsson HCE. 2013. Body and limb size dissociation at the origin of birds: uncoupling allometric constraints across a macroevolutionary transition. *Evolution* 67: 2741-2752.
- Del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J. 1992. Handbook of the birds of the world. Vol. 1-16. Lynx Ediciones, Barcelona.
- Dial KP. 2003. Wing-assisted incline running and the evolution of flight. *Science*, 299(5605), 402-404.
- Dial KP, Jackson BE, Segre P. 2008. A fundamental avian wing-stroke provides a new perspective on the evolution of flight. *Nature*, 451(7181), 985-989.
- Díaz-Uriarte R, Garland T. 1996. Testing hypotheses of correlated evolution using phylogenetically independent contrasts: Sensitivity to deviations from Brownian motion. *Systematic Biology* 45: 27-47.
- Donne-Goussé C, Laudet V, Hanni C. 2002. A molecular phylogeny of anseriformes based on mitochondrial DNA analysis. *Mol. Phylogenet. Evol.* 23:339-356.
- Drake AG, Klingenberg CP. 2008. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1630), 71-76.
- Dudley R. 1998. Atmospheric oxygen, giant Paleozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance. *Journal of Experimental Biology*, 201(8), 1043-1050.

- Duncan RP, Forsyth DM, Hone J. 2007. Testing the metabolic theory of ecology: allometric scaling exponents in mammals. *Ecology*, 88(2), 324-333.
- Düzler A, Özgel Ö, Dursun N. 2006. Morphometric analysis of the sternum in avian species. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 30(3), 311-314.
- Dyke GJ, Nudds RL. 2009. The fossil record and limb disparity of enantiornithines, the dominant flying birds of the Cretaceous. *Lethaia*, 42(2), 248-254.
- Egi N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bone dimensions: the case of North American hyaenodontids. *Palaeontology* 44:497-528.
- Elzanowski A. 2001 A new genus and species for the largest specimen of *Archaeopteryx*. *Acta Palaeontol Pol.* 46: 519–532.
- Elzanowski A. 2002. Archaeopterygidae (Upper Jurassic of Germany). Pages 129-159 in Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs (L. M. Chiappe, and L. M. Witmer, eds.). The University of California Press, Berkeley.
- Elzanowski A, Brett-Surman MK. 1995. Avian premaxilla and tarsometatarsus from the Uppermost Cretaceous of Montana. *The Auk*, 762-767.
- Ennos A, Hickson J, Roberts A. 1995. Functional morphology of the vanes of the flight feathers of the pigeon *Columba livia*. *Journal of experimental biology*, 198(5), 1219-1228.
- Ericson PG, Envall I, Irestedt M, Norman JA. 2003. Inter-familial relationships of the shorebirds (Aves: Charadriiformes) based on nuclear DNA sequence data. *BMC Evol. Biol.* 3:16.
- Ericson PG, Anderson CL, Britton T, Elzanowski A, Johansson US, Källersjö M, Mayr, G. 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology letters*, 2(4), 543-547.
- Erickson GM, Curry-Rogers K, Yerby S. 2001. Dinosaurian growth patterns and rapid avian growth rates. *Nature* 412, 429–433. (doi:10.1038/35086558)
- Erickson GM. 2005. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. *Trends in ecology & evolution*, 20(12), 677-684.
- Erickson GM, Rauhut OW, Zhou Z, Turner AH, Inouye, BD, Hu D, Norell MA. 2009. Was dinosaurian physiology inherited by birds? Reconciling slow growth in *Archaeopteryx*. *PLoS One*, 4(10), e7390.
- Evangelista D, Cardona G, Guenther-Gleason E, Huynh T, Kwong A, Marks D, Ray N, Tisbe A, Tse K, Koehl M. 2014. Aerodynamic characteristics of a feathered dinosaur measured using physical models: effects of form on static stability and control effectiveness. *PLOS ONE* 9, e85203.
- Farke AA, Alicea J. 2009. Femoral Strength and Posture in Terrestrial Birds and Non-Avian Theropods. *The Anatomical Record*, 292(9): 1406-1411.
- Farlow JO, Smith MB, Robinson JM. 1995. Body mass, bone “strength indicator,” and cursorial potential of *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(4), 713-725.
- Feduccia A. 1993. Evidence from claw geometry indicating arboreal habits of *Archaeopteryx*. *Science*, 259 (5096), 790-793.
- Feduccia A. 1999. *The origin and evolution of birds*. Yale University Press.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *American Naturalist* 125: 1-15.

- Field DJ, Lynner C, Brown C, Darroch SAF. 2013 Skeletal correlates for body mass estimation in modern and fossil flying birds. *PLoS ONE* 8: e82000.
- Figueirido B, Pérez-Claros JA, Hunt RM, Palmqvist P. 2011. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: A multiple regression approach from the skull and skeleton. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 225-246.
- Figueirido B, Serrano-Alarcón FJ, Slater GJ, Palmqvist P. 2010. Shape at the cross-roads: homoplasy and history in the evolution of the carnivoran skull towards herbivory. *Journal of evolutionary biology* 23: 2579-2594.
- Figueirido B, Tseng ZJ, Martín-Serra A. 2013. Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution*, 67(7), 1975-1993.
- Forster CA, Sampson SD, Chiappe LM, Krause DW. 1998. The theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. *Science*, 279: 1915-1919.
- Fountaine TM, Benton MJ, Dyke GJ, Nudds RL. 2005. The quality of the fossil record of Mesozoic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1560), 289-294.
- Gao C, Chiappe LM, Meng Q, O'Connor JK, Wang X, Cheng X, Liu J. 2008. A new basal lineage of Early Cretaceous birds from China and its implications on the evolution of the avian tail. *Palaeontology*, 51(4), 775-791.
- Gao C, Chiappe L, Zhang F, Pomeroy D, Shen C, Chinsamy A, Walsh M. 2012. A subadult specimen of the Early Cretaceous bird *Sapeornis chaoyangensis* and a taxonomic reassessment of sapeornithids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 1103-1112.
- Garcia GJ, Da Silva JK. 2006. Review: interspecific allometry of bone dimensions: a review of the theoretical models. *Physics of Life Reviews* 3:188-209.
- Garland T, Harvey PH, Ives AR. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18-32.
- Gatesy SM. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, 170-186.
- Gatesy SM, Dial KP. 1996. Locomotor modules and the evolution of avian flight. *Evolution*, 331-340.
- Gatesy SM, Middleton KM. 1997. Bipedalism, flight, and the evolution of theropod locomotor diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(2), 308-329.
- Gatesy SM, Middleton KM. 2007. Skeletal adaptations for flight. *Fins into Limbs: Evolution, Development, and Transformation*, 269-283.
- Gauthier JA. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds; pp. 1-55 in K. Padian (ed.), *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 8.
- Gayawan E, Ipinoyomi RA. 2009. A comparison of Akaike, Schwarz and R square criteria for model selection using some fertility models. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences* 3: 3524-3530.
- Gillooly JF, Brown J, West G, Savage V, Charnov E. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- Gillooly JF, Charnov E, West G, Savage V, Brown J. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70-73.

- Gingerich P, Smith B, Rosenberg K. 1982. Allometric scaling in the dentition of primates and prediction of body weight from tooth size in fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 58: 81-100.
- Gingerich PD, 1990. Prediction of body mass in mammalian species from long bone lengths and diameters. *Contributions from the Museum of Paleontology University of Michigan* 28:79-92.
- Glen CL, Bennett MB. 2007. Foraging modes of Mesozoic birds and non-avian theropods. *Current biology*, 17(21), R911-R912.
- Goldschmidt R. 1940. *The material basis of evolution* (Vol. 28). Yale University Press.
- Goslow GE, Dial KP, Jenkins FA. 1990. Bird flight: insights and complications. *BioScience*, 108-115.
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41(4), 587-638.
- Gould SJ. 1974. Allometry in primates, with emphasis on scaling and the evolution of the brain. *Contributions to Primatology*, 5, 244-292.
- Gould SJ, Lewontin RC. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205(1161), 581-598.
- Gould SJ, Vrba ES. 1982. Exaptation-a missing term in the science of form. *Paleobiology*, 4-15.
- Gould SJ. 1995. A Task for Paleobiology at the Threshold of Majority. *Paleobiology*, 1-14.
- Graham MH. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84(11), 2809-2815.
- Grand TI. 1990. The functional anatomy of body mass. Pages 39-47 in *Body size in Mammalian Paleobiology: estimation and biological implications* (J. Damuth and B. J. MacFadden, eds.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Grande L, Rieppel O. 1994. Interpreting the Hierarchy of Nature. From Systematic Patterns to Evolutionary Process Theories. Academic Press, New York.
- Greenwalt CH. 1975. The flight of birds. *Transactions of the American Philosophical Society*, (NS), 65:1-65.
- Grellet-Tinner G, Chiappe LM, Norell MA, Bottjer D. 2006. Dinosaur eggs and nesting behaviors: a paleobiological investigation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232(2), 294-321.
- Habib MB. 2008. Comparative evidence for quadrupedal launch in pterosaurs. *Zitteliana*, 159-166.
- Habib MB, Ruff C. 2008. The effects of locomotion on the structural characteristics of avian limb bones. *Zoological Journal of the Linnean Society* 153: 601-624.
- Hackett S, Kimball R, Reddy S, Bowie R, Braun E, Braun M, Chojnowski J, Cox W, Han K, Harshman J, Huddleston C, Marks B, Miglia K, Moore W, Sheldon F, Steadman D, Witt C, Yuri T. 2008. A Phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763-67.
- Hadi AS, Ling RF. 1998. Some cautionary notes on the use of principal components regression. *The American Statistician* 52: 15-19.
- Hallager SL, Boylan J. 2004. Kori Bustard Species Survival Plan (*Ardeotis kori*): Husbandry Manual. *Kori Bustard Species Survival Plan (SSP)*.
- Hammer Ø, Harper DA, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.

- http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hansen TF, Bartoszek K. 2012. Interpreting the evolutionary regression: the interplay between observational and biological errors in phylogenetic comparative studies. *Systematic Biology* 61: 413-425.
- Harvey PH, Pagel MD. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hedenstrom AV, Rosen MS. 2006. Vortex wakes of birds: recent developments using digital particle image velocimetry in a wind tunnel. *Animal Biology-Leiden*, 56(4), 535.
- Hedges SB, Parker PH, Sibley CG, Kumar S. 1996 Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals. *Nature* 381, 226–229. (doi:10.1038/381226a0)
- Hedrick TL, Tobalske BW, Biewener AA. 2002. Estimates of circulation and gait change based on a three-dimensional kinematic analysis of flight in cockatiels (*Nymphicus hollandicus*) and ringed turtle-doves (*Streptopelia risoria*). *J. Exp. Biol.* 205,1389 -1409.
- Heers AM, Dial KP, Tobalske BW. 2014. From baby birds to feathered dinosaurs: incipient wings and the evolution of flight. *Paleobiology*,40(3), 459-476.
- Heilmann G. 1926. The Origin of birds. London: Witherby.
- Henderson DM. 1999. Estimating the masses and centers of mass of extinct animals by 3-D mathematical slicing. *Paleobiology* 25: 88–106.
- Hennig W. 1950. Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik.
- Hennig W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Eudeba, Buenos Aires.
- Herzog K. 1963. Der Schwingenflug in der natur und in der technik. Erschienen in der heftreihe mechanikus, J:G. Schreiber Verlag Esslingen, p. 45-51.
- Hildebrand M. 1982. Analysis of vertebrate structure. New York: John Wiley & Sons.
- Hildebrand M, Goslow GE. 2001. Analysis of vertebrate structure, 5th edn. New York, NY: John Wiley & Sons
- Hinic-Frlog S, Motani R. 2010. Relationship between osteology and aquatic locomotion in birds: determining modes of locomotion in extinct Ornithurae. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 372-385.
- Holtz Jr TR. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology*, 1100-1117.
- Hone DWE, Dyke GJ, Haden M, Benton MJ. 2008. Body size evolution in Mesozoic birds. *Journal of evolutionary biology*, 21(2), 618-624.
- Hope S. 1999. A new species of *Graculavus* from the Cretaceous of Wyoming (Aves: Neornithes). *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 89: 261–266.
- Hope S. 2002. The mesozoic radiation of Neornithes. Pages 339-388 in Mesozoic Birds: Above the Heads of Dinosaurs (L. M. Chiappe, and L. M. Witmer, eds.). The University of California Press, Berkeley.
- Hopson JA (2001) Ecomorphology of avian and nonavian theropod phalangeal proportions: Implications for the arboreal versus terrestrial origin of bird flight. *New Perspectives on the Origin and Early Evolution of Birds*: 211–235.

- Hou LH, Liu ZC. 1984. A new fossil bird from Lower Cretaceous of Gansu and early evolution of birds. *Sci. Sin. Ser. B* 27: 1296–1302.
- Hou LH. 1997. Mesozoic Birds of China. Feng-huang-ku Bird Park, Taiwan, (in Chinese).
- Hou L, Martin LD, Zhou Z, Feduccia A. 1996. Early adaptive radiation of birds: evidence from fossils from northeastern China. *Science*, 274(5290), 1164-1167.
- Hou L. 2001. Mesozoic birds of China. Phoenix Valley Bird Park, Lugu Hsiang, Taiwan.
- Houck MA, Gauthier JA, Strauss RE. 1990. Allometric scaling in the Earliest *Archaeopteryx lithographica*. *Science*, 247(4939), 195-198.
- Howgate ME. 1984. The teeth of *Archaeopteryx* and a reinterpretation of the Eichstätt specimen. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 82(1-2), 159-175.
- Hu D, Hou L, Zhang L, Xu X. 2009. A pre-*Archaeopteryx* troodontid theropod from China with long feathers on the metatarsus. *Nature*, 461(7264), 640-643.
- Hu D, Li L, Hou L, Xu X. 2011. A new enantiornithine bird from the Lower Cretaceous of western Liaoning, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(1), 154-161.
- Hughes JM. 2000. Monophyly and phylogeny of cuckoos (Aves, Cuculidae) inferred from osteological characters. *Zool. J. Linn. Soc.* 130:263-307.
- Hui C. 2002. Avian furcula morphology may indicate relationships of flight requirements among birds. *Journal of Morphology* 251: 284–293.
- Hui C, Ellers O. 1999. Effect of high aluminum consumption on mechanics and composition of furculae of free-ranging coots. *Environmental Toxicology And Chemistry* 18: 970–975.
- Hurvich CM, Tsai CL. 1990. The impact of model selection on inference in linear regression. *American Statistician* 44: 214-217.
- Huxley TH. 1868. On the animals which are most nearly intermediate between birds and reptiles. *Geological Magazine*, 5, 357-365.
- Huxley TH. 1871. A Manual of Vertebrated Animals. J. and A. Churchill, London.
- Huxley J. 1932. Problems in relative growth. New York Dial Press.
- Jenkins FA. 1993. The evolution of the avian shoulder joint. *American Journal of Science* 293: 253-253.
- Ji Q, Ji S, You H, Zhang J, Yuan C, Ji X, Downs TB. 2002a. Discovery of an Avialae bird from China, *Shenzhouraptor sinensis* gen. et sp. nov. *Geological Bulletin of China*, 21, 363-369.
- Ji Q, Shuan J, Hongbin Z, Hailu Y, Jianping Z, Lixia W, Xinxin J. 2002b. A New Avialian Bird-*Jixiangornis orientalis* gen. et sp. nov.-from the Lower Cretaceous of Western Liaoning, NE China. *Journal of Nanjing University (Natural Sciences)*, 6, 000.
- Johnson KP, Clayton DH. 2000. Nuclear and Mitochondrial Genes Contain Similar Phylogenetic Signal for Pigeons and Doves (Aves: Columbiformes). *Mol. Phylogenet. Evol.* 14(1):141-151.
- Jolicoeur P, Pirlot P, Baron G, Stephan H. 1984. Brain structure and correlation patterns in Insectivora, Chiroptera, and Primates. *Syst. Zool.* 33:14–29.
- Jolliffe IT. 1982. Note on the use of principal components in regression. *Applied Statistics* 31: 300-303.
- Jungers WL, Falsetti AB, Wall CE. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 38(S21), 137-161.

- Jungers WL, Godfrey LR, Simons EL, Chatrath PS. 1997. Phalangeal curvature and positional behavior in extinct sloth lemurs (Primates, Palaeopropithecidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(22), 11998-12001.
- Kennedy M, Page RM. 2002. Seabird supertrees: Combining partial estimates of Procellariiform phylogeny. *The Auk* 119(1):88-108.
- Kleiber M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews* 27: 511-541.
- Kleinbaum DG, Kupper LL, Muller KE. 1997. Applied Regression Analysis and Other Multivariable Methods, Duxbury Press.
- Klingenberg, CP. 1996. Multivariate allometry. In *Advances in morphometrics* (pp. 23-49). Springer US.
- Koehl MA, Evangelista D, Yang K. 2011. Using physical models to study the gliding performance of extinct animals. *Integrative and comparative biology*, 51(6), 1002-1018.
- Kurochkin EN. 1985. A true carinate bird from Lower Cretaceous deposits in Mongolia and other evidence of Early Cretaceous birds in Asia. *Cretaceous Research*, 6(3), 271-278.
- Kurochkin EN. 1996. *A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves)*. Russian Academy of Sciences, Palaeontological Institute.
- Kurochkin EN, Dyke GJ, Karhu AA. 2002. A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of southern Mongolia. *American Museum Novitates*, 1-11.
- Kvist A, Lindstrom A, Green M, Piersma T, Henk Visser G. 2001. Carrying large fuel load during sustained bird flight is cheaper than expected. *Nature* 413: 730-731.
- Lanyon, LE. 1980. The influence of function on the development of bone curvature. An experimental study on the rat tibia. *Journal of Zoology*, 192(4), 457-466.
- Lauder G. 1995. On the inference of function from structure. En J.J. Thomason, (ed): *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Pp: 1-18. Cambridge University Press, Cambridge.
- Laurin M. 2004. The evolution of body size, Cope's rule and the origin of amniotes. *Systematic Biology* 53: 594-622.
- Laurin M. 2010. Assessment of the relative merits of a few methods to detect evolutionary trends. *Systematic biology*, 59(6), 689-704.
- Lee SI, Lee J, Park H, Jablonski P, Choi H. 2012. Aerodynamic effect of alula in avian flight. *Bulletin of the American Physical Society*, 57.
- Lee MS, Cau A, Naish D, Dyke GJ. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. *Science*, 345(6196), 562-566.
- Lerner HR, DP Mindell. 2005. Phylogeny of eagles. Old World vultures. and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37:327-346.
- Lindow BE. 2011. Bird Evolution Across the K-Pg Boundary and the Basal Neornithine Diversification. In *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*, pp. 338.
- Liu D, Zhou Z, Zhang Y. 2012. Mass estimate and evolutionary trend in Chinese Mesozoic fossil birds. *Vertebrata Palasiatica* 50: 39-52.
- Livezey BC. 1995. Evolution of Flightlessness in Rails (Gruiformes: Rallidae): Phylogenetic, Ecomorphological, and Ontogenetic Perspectives. The American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

- Livezey BC. 1998. A phylogenetic analysis of the Gruiformes (Aves) based on morphological characters, with an emphasis on the rails (Rallidae). *Phil.Trans. R. Soc. Lond. B* 353:2077-2151.
- Livezey BC, Zusi RL. 2001. Higher-order phylogenetics of modern Aves based on comparative anatomy. *Netherlands Journal of Zoology*, 51(2), 179-205.
- Livezey BC, Zusi RL. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II, Analysis and discussion. *Zoological Journal of The Linnean Society* 149: 1–95.
- Lockwood R, Swaddle JP, Rayner JM. 1998. Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration. *Journal of Avian Biology*, 273-292.
- Longrich N. 2006. Structure and function of hindlimb feathers in *Archaeopteryx lithographica*. *Paleobiology* 32: 417-431.
- Longrich NR, Tokaryk T, Field DJ. 2011. Mass extinction of birds at the Cretaceous–Paleogene (K–Pg) boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 15253-15257.
- Lucas AM, Stettenheim PR. 1972 Avian anatomy integument. Washington, DC: US Department of Agriculture.
- Luczon AU, Mohammad Isa AH, Quilang JP, Ong PS, Fontanilla IK, 2010. DNA barcoding of the White-Collared Kingfisher *Todiramphus chloris* (Boddaert1783) (Alcedinidae) using the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene. *Philippine Science Letters* 3(2):74-77.
- MacLeod N. 2004. Palaeo-math 101: Regression 2. *The Palaeontological Association, Newsletter* 56: 60-71.
- MacNally R, 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between –and reconciliation of– ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity & Conservation* 9: 655-671.
- Maddison WP. 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Biology*, 40(3), 304-314.
- Maddison WP, Maddison DR. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. <http://mesquiteproject.org>
- Maina JN. 2006. Development, structure, and function of a novel respiratory organ, the lung-air sac system of birds: to go where no other vertebrate has gone. *Biological Reviews*, 81(4), 545-579.
- Maloiy G, Alexander RM, Jayes A. 1979. Allometry of the legs of running birds. *Journal of Zoology* 187: 161-167.
- Mannion PD, Upchurch P, Carrano M, Barrett PM. 2011. Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauropodomorph dinosaurs through time. *Biological Reviews*, 86(1), 157-181.
- Martin LD. 1991. Mesozoic Birds and the Origin of Birds. *Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus*, 485.
- Martín-Closas C, López-Morón N. 1995. The charophyte flora. In *Montsec and Montral-Alcover. Two Konservat Lagerstätten, Catalonia, Spain. II International Symposium on Lithographic Limestones Field Trip Book* (pp. 29-31).

- Martín-Serra A, Figueirido B, Palmqvist P. 2014. A Three-Dimensional Analysis of Morphological Evolution and Locomotor Performance of the Carnivoran Forelimb. *Plos One*, 9: e85574.
- Marugan-Lobon J, Chiappe LM, Ji SA, Zhou Z, Chunling G, Hu D, Meng Q. 2011. Quantitative patterns of morphological variation in the appendicular skeleton of the Early Cretaceous bird *Confuciusornis*. *Journal of Systematic Palaeontology*, 9(1), 91-101.
- Marzluff JM, Dial KP. 1991. Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology* 72: 428-439.
- Mayr E, Ashlock PD. 1969. Principles of systematic zoology.
- Mayr G, Clarke J. 2003. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics* 19: 527-553.
- Mayr G., Pohl B, Hartman S, Peters DS. 2007. The tenth skeletal specimen of *Archaeopteryx*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149(1), 97-116.
- Mayr G. 2008. Avian higher-level phylogeny: well-supported clades and what we can learn from a phylogenetic analysis of 2954 morphological characters. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46(1), 63-72.
- Mayr G. 2009. Paleogene Fossil Birds. Springer-Verlag, Berlin.
- McClain CR, Boyer AG. 2009. Biodiversity and body size are linked across metazoans. *Proceedings of the Royal Society of London, B Biological Sciences* 276: 2209-2215.
- McKittrick MC. 1991. Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature.
- McMahon TA, Bonner JT. 1983. On Size and Life. Scientific American Library, New York.
- McNamara KJ. 2006. Evolutionary Trends. In: Encyclopedia of life sciences. John Wiley & Sons Ltd Chichester. <http://www.els.net> [doi: 10.1038/npg.els.0004136]
- Mendoza M, Janis CM, Palmqvist P. 2006. Estimating the body mass of extinct ungulates: a study on the use of multiple regression. *Journal of Zoology* 270: 90-101.
- Meseguer J, Álvarez JC, Pérez A. 2004. Formas de retrasar la entrada en pérdidas en las alas de las aves. *Instituto Universitario de Microgravedad "Ignacio Da Riva". Report no. IDR/PA, 104.*
- Meseguer J, Franchini S, Pérez-Grande I, Sanz JL. 2005. On the aerodynamics of leading-edge high-lift devices of avian wings. *Proceedings of the Institution of mechanical Engineers Part G - Journal Aerospace Engineering*, 219, 63-68.
- Meseguer J, Sanz Andrés A. 2007. Aerodinámica del vuelo: aves y aeronaves. Cuadernos Aena, 9, Aena, Aeropuertos Españoles y Navegación Aérea.
- Meseguer Ruiz J, Andres S, Pedro A, Pérez Grande MI, Franchini SN, Sanz García JL, Chiappe LM. 2008. Control de capa limite en el vuelo a bajos números de Reynolds. *IAA. Ingeniería Aeronáutica y Astronáutica*, (387), 15-24.
- Meseguer J, Chiappe LM, Sanz JL, Ortega F, Andrés AS, Pérez-Grande I, Franchini S. 2012. Lift devices in the flight of *Archaeopteryx*. *Revista española de paleontología*, 27(2), 125-130.
- Middleton KM, Gatesy SM. 2000. Theropod forelimb design and evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128(2), 149-187.
- Midford PE, Garland T, Maddison WP. 2005. PDAP Package of Mesquite. Version 1.16.
- Mitchell-Olds T, Shaw RG. 1987. Regression Analysis of Natural Selection: Statistical Inference and Biological Interpretation. *Evolution* 41: 1149-1161.

- Morschhauser EM, Varricchio DJ, Chunling G, Jinyuan L, Xuri W, Xiadong C, Qingjin M. 2009. Anatomy of the Early Cretaceous bird *Rapaxavis pani*, a new species from Liaoning Province, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2), 545-554.
- Mosimann JE. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association*, 65(330), 930-945.
- Motani R. 2001. Estimating body mass from silhouettes: testing the assumption of elliptical body cross-sections. *Paleobiology*, 27(4), 735-750.
- Nessov L. 1992. Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments. *Nat. Hist. Mus., Los Angeles County, Sci. Ser.*, 36: 67-96.
- Norberg UM, Rayner JM. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 335-427.
- Norberg UM. 2002. Structure, form, and function of flight in engineering and the living world. *Journal of morphology*, 252(1), 52-81.
- Norell MA, Clark JM, Chiappe LM, Dashzeveg D. 1995. A nesting dinosaur. *Nature*, 378(6559), 774-776.
- Norell MA, Makovicky PJ, Akademi MS. 1999. Important features of the dromaeosaurid skeleton. 2, Information from newly collected specimens of *Velociraptor mongoliensis*. American Museum novitates; no. 3282.
- Noriega JI, Tambussi CP. 1995. A Late Cretaceous Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) from Vega Island, Antarctic Peninsula: Palaeobiogeographic implications. *Ameghiniana*, 32(1), 57-61.
- Novas FE. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(4), 723-741.
- Novas FE, Ezcurra MD, Agnolin FL, Pol D, Ortíz R. 2012. New Patagonian Cretaceous theropod sheds light about the early radiation of Coelurosauria. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 14(1), 57-81.
- Nudds RL, Taylor GK, Thomas AL. 2004. Tuning of Strouhal number for high propulsive efficiency accurately predicts how wingbeat frequency and stroke amplitude relate and scale with size and flight speed in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1552), 2071-2076.
- Nudds RL, Rayner JMV. 2006. Scaling of body frontal area and body width in birds. *Journal of morphology*, 267(3), 341-346.
- Nudds RL. 2007. Wing-bone length allometry in birds. *Journal of Avian Biology* 38: 515-519.
- Nudds RL, Dyke GJ, Rayner JMV. 2007. Avian brachial index and wing kinematics: putting movement back into bones. *Journal of Zoology*, 272(2), 218-226.
- Nudds RL, Dyke GJ. 2010. Narrow Primary Feather Rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* Suggest Poor Flight Ability. *Science* 328: 887.
- Nudds RL, Davidson JS. 2010. A shortening of the manus precedes the attenuation of other wing-bone elements in the evolution of flightlessness in birds. *Acta Zoologica*, 91(1), 115-122.
- Nudds RL, Kaiser GW, Dyke GJ. 2011. Scaling of avian primary feather length. *PloS one*, 6(2), e15665.

- Nudds RL, Atterholt J, Wang X, You HL, Dyke GJ. 2013. Locomotory abilities and habitat of the Cretaceous bird *Gansus yumenensis* inferred from limb length proportions. *Journal of evolutionary biology*, 26(1), 150-154.
- O'Connor JK. 2009. *A Systematic Review of Enantiornithes (Aves: Ornithothoraces)*. PhD thesis, Univ. Southern California. 600 pp
- O'Connor JK, Wang X, Chiappe LM, Gao C, Meng Q, Cheng X, Liu J. 2009. Phylogenetic support for a specialized clade of Cretaceous enantiornithine birds with information from a new species. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(1), 188-204.
- O'Connor J, Gao K, Chiappe LM. 2010. A new Ornithuromorph (Aves: Ornithothoraces) bird from the Jehol Group indicative of higher-level diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 311-321.
- O'Connor J, Chiappe LM, Bell A. 2011. Pre-modern Birds: Avian Divergences in the Mesozoic. Pages 39-114 in *Living Dinosaurs* (G. Dyke and G. Kaiser, eds.). Wiley-Blackwell, Oxford.
- O'Connor JK, Zhang Y, Chiappe LM, Meng Q, Quanguo L, Di L. 2013. A new enantiornithine from the Yixian Formation with the first recognized avian enamel specialization. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(1), 1-12.
- Olmos M, Casinos A, Cubo J. 1996. Limb allometry in birds. *Annales des Sciences Naturelles-Zoologie et Biologie Animale* 17: 39-49.
- Olson SL. 1992. *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, a Cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(1), 122-124.
- Organ CL, Shedlock AM, Meade A, Pagel M, Edwards SV. 2007. Origin of avian genome size and structure in non-avian dinosaurs. *Nature*, 446(7132), 180-184.
- Ortega F, Escaso F, Sanz JL. 2010. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature*, 467(7312), 203-206.
- Ostrom JH. 1969. *Osteology of Deinonychus antirrhopus, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana* (Vol. 30). Peabody Museum of Natural History, Yale University.
- Ostrom JH. 1974. Reply to 'Dinosaurs as Reptiles'. *Evolution*, 491-493.
- Ostrom JH. 1976. *Archaeopteryx* and the origin of birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8(2), 91-182.
- Packard GC, Boardman TJ, Birchard GF. 2009. Allometric equations for predicting body mass of dinosaurs. *Journal of Zoology* 279: 102-110.
- Padian K. 1982. Macroevolution and the origin of major adaptations: vertebrate flight as a paradigm for the analysis of patterns. In *Proceedings of the Third North American Paleontological Convention* (Vol. 2, pp. 387-392).
- Padian K. 1985. The origins and aerodynamics of flight in extinct vertebrates. *Palaeontology*, 28(3), 413-433.
- Padian K. 2001. Cross-testing adaptive hypotheses: phylogenetic analysis and the origin of bird flight. *American Zoologist*, 41(3), 598-607.
- Padian K, Chiappe LM. 1998. The origin and early evolution of birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73(01), 1-42.

- Pagel M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 255(1342), 37-45.
- Palmqvist P, Martínez-Navarro B, Arribas A. 1996. Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology*, 514-534.
- Palmqvist P, Martínez-Navarro B, Pérez-Claros JA, Torregrosa V, Figueirido B, Jiménez-Arenas JM, Espigares P, Ros-Montoya S, De Renzi M. 2011. The giant hyena *Pachycrocuta brevirostris*: Modelling the bone-cracking behavior of an extinct carnivore. *Quaternary International* 243: 61-79.
- Palmqvist P, Mendoza M, Arribas A, Gröcke DR. 2002. Estimating the body mass of Pleistocene canids: discussion of some methodological problems and a new 'taxon free' approach. *Lethaia* 35: 358-360.
- Palmqvist P, Vizcaíno S. 2003. Ecological and reproductive constraints of body size in the gigantic *Argentavis magnificens* (Aves, Theratornithidae) from the Miocene of Argentina. *Ameghiniana* 40: 379-385.
- Paton T, Haddrath O, Baker AJ. 2002. Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1493), 839-846.
- Paul G. 2010. Comment on "Narrow Primary Feather Rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* Suggest Poor Flight Ability". *Science*, 330, 6002: 320. DOI: 10.1126/science.1192963
- Pennycuik CJ. 1968. Power requirements for horizontal flight in the pigeon *Columba livia*. *Journal of Experimental Biology*, 49(3), 527-555.
- Pennycuik CJ. 1969. The mechanics of bird migration. *Ibis*, 111(4), 525-556.
- Pennycuik CJ. 1990. Predicting wingbeat frequency and wavelength of birds. *Journal of experimental biology*, 150(1), 171-185.
- Pennycuik CJ, 2001. Speeds and wingbeat frequencies of migrating birds compared with calculated benchmarks. *Journal of Experimental Biology* 204: 3283-3294.
- Pennycuik CJ. 2008. Modelling the Flying Bird. AP Theoretical Ecology Series Elsevier. Academic Press, Oxford.
- Pereira SL, Baker AJ. 2008. DNA evidence for a Paleocene origin of the Alcidae (Aves: Charadriiformes) in the Pacific and multiple dispersals across northern oceans. *Mol. Phylogenet. Evol.* 46:430-445.
- Peters DS, GÖrgner E. 1992. A comparative study on the claws of *Archaeopteryx*. *Papers in avian paleontology. Honoring Pierce Brodkorb*, 36, 29-37.
- Peters WS, Peters DS. 2009. Life history, sexual dimorphism and 'ornamental' feathers in the Mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. *Biological Letters* 5: 817-882.
- Philippi TE. 1993. Multiple regression: herbivory. *Design and analysis of ecological experiments*, 183, 210.
- Pike A, Maitland D. 2004. Scaling of bird claws. *Journal of Zoology* 262: 73-81.
- Polly PD. 2001. Paleontology and the comparative method: ancestral node reconstructions versus observed node values. *The American Naturalist*, 157(6), 596-609.

- Pons JM, Hassanin A, Crochet PA. 2005. Phylogenetic relationships within the Laridae (Charadriiformes: Aves) inferred from mitochondrial markers. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37:686–699.
- Poore SO, Ashcroft A, Sanchez-Haiman A, Goslow GE. 1997. The contractile properties of the M. supracoracoideus in the pigeon and starling: a case for long-axis rotation of the humerus. *The Journal of experimental biology*, 200(23), 2987-3002.
- Prandtl L, Tietjens OG. 1934. *Applied hydro-and aerodynamics*. Dover publications, Inc. New York.
- Prange HD, Anderson JF, Rahn H. 1979. Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals. *American Naturalist* 113: 103-122.
- Price T. 1997. Correlated evolution and independent contrasts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Ser. B Biological Sciences* 352: 519-529.
- Provini P, Zhou Z, Zhang F. 2009. A new species of the basal bird *Sapeornis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Vertebrata Palasiatica* 47:194–207.
- Prum RO, Brush AH. 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers. *The Quarterly review of biology*, 77(3), 261-295.
- Puttick MN, Thomas GH, Benton MJ. 2014. High rates of evolution preceded the origin of birds. *Evolution*, 68(5), 1497-1510.
- Quinn GP, Keough MJ. 2001. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press.
- Raikow RJ. 1985. Locomotor system. *Form and function in birds*, 3, 57-147.
- Raup D, Stanley S. 1971. Principles of Paleontology. W.H. Freeman and Company. San Francisco. 388 pp.
- Rawlings JO, Pantula SG, Dickey DA. 1998. Applied Regression Analysis; A Research Tool. Springer - Verlag, New York.
- Rayner JM. 1988. Form and function in avian flight. In *Current ornithology*(pp. 1-66). Springer US.
- Rayner JM. 2001. On the origin and evolution of flapping flight aerodynamics in birds. In *New perspectives on the origin and early evolution of birds: Proceedings of the International Symposium in Honor of John H. Ostrom*(pp. 363-381).
- Retallack GJ. 2009. Greenhouse crises of the past 300 million years. *Geological Society of America Bulletin*, 121(9-10), 1441-1455.
- Revell LJ, Harmon LJ, Langerhans RB, Kolbe JJ. 2007. A phylogenetic approach to determining the importance of constraint on phenotypic evolution in the neotropical lizard *Anolis cristatellus*. *Evol.Ecol. Res.* 9:261–282.
- Revell LJ. 2010. Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 319-329.
- Ricklefs RE, Starck JM. 1996. Applications of phylogenetically independent contrasts: a mixed progress report. *Oikos* 77: 167-172.
- Robeck H, Maley C, Donoghue M. 2000. Taxonomy and temporal diversity patterns. *Paleobiology* 26: 171-187.
- Rohlf FJ. 2010. TPS Dig v.2.17. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brooks. accesible en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

- Royer DL, Berner RA, Park J. 2007. Climate sensitivity constrained by CO₂ concentrations over the past 420 million years. *Nature*, 446(7135), 530-532.
- Ruben J. 1991. Reptilian physiology and the flight capacity of *Archaeopteryx*. *Evolution*, 1-17.
- Rubin CT, Lanyon LE. 1982. Limb mechanics as a function of speed and gait: a study of functional strains in the radius and tibia of horse and dog. *Journal of Evolutionary Biology* 101: 187-211.
- Sangster G, Alström P, Forsmark E, Olsson U. 2010. Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily and genus level (Aves: Muscicapidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 57:380-392.
- Sanz JL. 2002. Historia temprana del vuelo en las aves. En: M. Soler (Ed.) *Evolución. La base de la Biología*. Proyecto Sur de Ediciones, Granada. p. 509-525.
- Sanz JL, Chiappe LM, Buscalioni AD. 1995. The osteology of *Concornis lacustris* (Aves, Enantiornithes) from the Lower Cretaceous of Spain and a reexamination of its phylogenetic relationships. *American Museum Novitates*; n° 3133.
- Sanz JL, Chiappe LM, Pérez-Moreno BP, Buscalioni AD, Moratalla JJ, Ortega F, Poyato-Ariza FJ. 1996. An Early Cretaceous bird from Spain and its implications for the evolution of avian flight. *Nature*, 382(6590), 442-444.
- Sanz JL, Álvarez JC, Soriano C, Hernández-Carrasquilla F, Pérez-Moreno B, Meseguer J. 2002. Wing loading in Primitive Birds. Pages 253-258 in *Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution* (Z. Zhou and F. Zhang, eds.). Science Press, Beijing.
- Savile DBO. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution*, 212-224.
- Schweitzer MH, Wittmeyer JL, Horner JR. 2005. Gender-specific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex*. *Science*, 308(5727), 1456-1460.
- Seebacher F. 2001. A new method to calculate allometric length–mass relationships of dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21: 51–60.
- Seilacher A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, 3(4), 393-396.
- Seilacher A. 1991. Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. In *Constructional morphology and evolution* (pp. 251-271). Springer Berlin Heidelberg.
- Senter P. 2006. Scapular orientation in theropods and basal birds, and the origin of flapping flight. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(2), 305.
- Sereno PC. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25(1), 435-489.
- Sereno PC. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science*, 284(5423), 2137-2147.
- Sheldon FH, Whittingham LA, Moyle RG, Slikas B, Winkler DW. 2005. Phylogeny of swallows (Aves: Hirundinidae) estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 35:254-270.
- Shyy W, Berg M, Ljungqvist D. 1999. Flapping and flexible wings for biological and micro air vehicles. *Progress in aerospace sciences*, 35(5), 455-505.
- Sibley C, Ahlquist J. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press, New Haven, Conn.

- Simmons EL. 2010. Forelimb skeletal morphology and flight mode evolution in pelecaniform birds. *Zoology* 113: 39-46.
- Simmons EL, Hieronymus TL, O'Connor PM. 2011. Cross sectional geometry of the forelimb skeleton and flight mode in pelecaniform birds. *Journal of Morphology* 3: 958-971.
- Smith RJ. 1981. Interpretation of correlations in intraspecific and interspecific allometry. *Growth* 45: 291-297.
- Smith RJ. 1984. Allometric scaling in comparative biology: problems of concept and method. *American Journal of Physiology Regulatory Integrative and Comparative Physiology* 246: 152-160.
- Smith RJ. 1993. Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physiological Anthropology* 90: 215-228.
- Smith RJ. 2002. Lead review: estimation of body mass in paleontology. *Journal of Human Evolution* 43: 271-287.
- Smith RJ. 2009. Use and Misuse of the Reduced Major Axis for Line-Fitting. *American Journal of Physiological Anthropology* 140: 476-486.
- Snowdon P. 1991. A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 720-724.
- Sokal RR, Rohlf JF. 1986. Introduction to Biostatistics. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Somers KM. 1986. Multivariate allometry and removal of size with principal components analysis. *Systematic Biology*, 35(3), 359-368.
- Spear LB, Ainley DG. 1997. Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis*, 139(2), 221-233.
- Stanley SM. 1979. Macroevolution: Pattern and Process. San Francisco: WH Freeman.
- Stidham TA. 1998. The lower jaw from a Cretaceous parrot. *Nature* 396:19-30
- Stone M, Brooks RJ. 1990. Continuum regression: cross-validated sequentially constructed prediction embracing ordinary least squares, partial least squares and principal components regression. *Journal of the Royal Statistical Society Ser. B* 52: 237-269.
- Storer JH. 1948. The Flight of Birds. Bull. 28. Cranbrook Institute Science, Bloomfield Hills.
- Swartz SM. 1990. Curvature of the forelimb bones of anthropoid primates: overall allometric patterns and specializations in suspensory species. *American Journal of Physical Anthropology*, 83(4), 477-498.
- Swartz SM, Bennett MB, Carrier DR. 1992. Wing bone stresses in free flying bats and the evolution of skeletal design for flight. *Nature* 359, 726 - 729
- Swartz SM. 1997. Allometric patterning in the limb skeleton of bats: implications for the mechanics and energetics of powered flight. *Journal of Morphology*, 234(3), 277-294.
- Swiderski DL. 2003. Separating size from allometry: analysis of lower jaw morphology in the fox squirrel, *Sciurus niger*. *Journal of mammalogy*, 84(3), 861-876.
- Symonds MR, Elgar MA. 2002. Phylogeny affects estimation of metabolic scaling in mammals. *Evolution*, 56(11), 2330-2333.
- Tabachnick B, Fidell L. 1996. Using Multivariate Statistics. Harper and Row, New York.
- Tang D, Dowell EH. 2001. Experimental and theoretical study on aeroelastic response of high-aspect-ratio wings. *AIAA journal*, 39(8), 1430-1441.

- Tarsitano S. 1991. *Archaeopteryx*: quo vadis. *Origins of the higher groups of tetrapods: Controversy and consensus*, 541-576.
- Tennekes H. 2009. *The simple science of flight: from insects to jumbo jets*. MIT press.
- Thollessen M, Norberg UM. 1991. Moments of inertia of bat wings and body. *Journal of Experimental Biology*, 158(1), 19-35.
- Thomas AL. 1993. On the aerodynamics of birds' tails. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 340(1294), 361-380.
- Thomas AL. 1996. Why do birds have tails? The tail as a drag reducing flap, and trim control. *Journal of theoretical biology*, 183(3), 247-253.
- Thomas GH, Wills MA, Székely T, 2004. A supertree approach to shorebird phylogeny. *BMC Evol. Biol.* 4:28.
- Tobalske BW, Hedrick TL, Dial KP, Biewener A. 2003. Comparative power curves in bird flight. *Nature* 421: 363-366.
- Tobalske BW, Olson NE, Dial KP. 1997. Flight style of the black-billed magpie: variation in wing kinematics, neuromuscular control, and muscle composition. *Journal of Experimental Zoology*, 279(4), 313-329.
- Tobalske BW, Biewener A. 2008. Contractile properties of the pigeon supracoracoideus during different modes of flight. *Journal of Experimental Biology* 211: 170-179.
- Tobalske BW, Warrick DR, Jackson BE, Dial KP. 2011. Morphological and Behavioral Correlates of Flapping Flight. *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*, 259.
- Tokaryk TT, James P. 1989. *Cimolopteryx* sp.(Aves, Charadriiformes) from the Frenchman Formation (Maastrichtian), Saskatchewan. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 26(12), 2729-2730.
- Tucker VA. 1993. Gliding birds: reduction of induced drag by wing tip slots between the primary feathers. *Journal of Experimental Biology*, 180(1), 285-310.
- Turner A, O'Regan HJ. 2002. The assessment of size in fossil Felidae. *Estudios Geológicos* 58: 45-54.
- Turner AH, Pol D, Clarke JA, Erickson G, Norell M. 2007. A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight. *Science* 317: 1378-1381.
- Turner AH, Makovicky PJ, Norell MA. 2012. A review of dromaeosaurid systematics and paravian phylogeny. *Bulletin of the American museum of natural history*, 1-206.
- van der Berg C, Rayner J. 1995. The moment of inertia of bird wings and the inertial power requirement for flapping flight. *Journal of experimental biology*, 198(8), 1655-1664.
- van Tuinen M, Sibley CG, Hedges SB. 2000. The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution*, 17(3), 451-457.
- Vanhooydonck B, James RS, Tallis J, Aerts P, Tadic Z, Tolley KA, Herrel A. 2014. Is the whole more than the sum of its parts? Evolutionary trade-offs between burst and sustained locomotion in lacertid lizards. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 281: 20132677.
- Vazquez RJ. 1994. The automating skeletal and muscular mechanisms of the avian wing (Aves). *Zoomorphology*, 114(1), 59-71.

- Videler JJ. 2005. Avian Flight. Oxford Ornithology Series (T.R. Birkhead, ed.). Oxford University Press, Oxford.
- Viscor G, Fuster JF. 1987. Relationships between morphological parameters in birds with different flying habits. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 87(2), 231-249.
- Voelker G, Edwards SV. 1998. Can Weighting Improve Bushy Trees? Models of Cytochrome b Evolution and the Molecular Systematics of Pipits and Wagtails (Aves: Motacillidae). *Syst. Biol.* 47(4):589-603.
- Waddington CH. 1957. The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology. With an appendix by H. Kacser. *The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology. With an appendix by H. Kacser.*, ix+-262.,
- Wang X, O'Connor JK, Zhao B, Chiappe LM, Gao C, Cheng X. 2010. New species of enantiornithes (Aves: Ornithothoraces) from the Qiaotou Formation in northern Hebei, China. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 84(2), 247-256.
- Wang X, Nudds RL, Dyke GJ. 2011a. The primary feather lengths of early birds with respect to avian wing shape evolution. *Journal of evolutionary biology*, 24(6), 1226-1231.
- Wang X, McGowan AJ, Dyke GJ. 2011b. Avian wing proportions and flight styles: first step towards predicting the flight modes of Mesozoic birds. *PloS one*, 6(12), e28672.
- Wang, X., Nudds, R. L., Palmer, C., & Dyke, G. J. (2012). Size scaling and stiffness of avian primary feathers: implications for the flight of Mesozoic birds. *Journal of evolutionary biology*, 25(3), 547-555.
- Wang X, Nudds RL, Palmer C, Dyke GJ. 2012. Size scaling and stiffness of avian primary feathers: implications for the flight of Mesozoic birds. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 547-555.
- Wang CH, Schlüter J. 2012. Stall control with feathers: Self-activated flaps on finite wings at low Reynolds numbers. *Comptes Rendus Mecanique*, 340(1), 57-66.
- Ward P, Berner R. 2011. Why Were There Dinosaurs? Why Are There Birds?. *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*, 30.
- Warrick DR. 1998. The turning and linear maneuvering performance of birds: The cost of efficiency for coursing insectivores. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1063-1079.
- Webster AJ, Purvis, A. 2002. Ancestral states and evolutionary rates of continuous characters. *Morphology, shape and phylogeny*, 64.
- Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H. 2004. *The Dinosauria*. Univ of California Press.
- Wellnhofer P. 2008. *Archaeopteryx*, der urvogel von Solnhofen. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Wellnhofer P, Tischlinger H. 2004. Das 'Brustbein' von *Archaeopteryx bavarica* Wellnhofer 1993 – eine Revision. *Archaeopteryx* 22: 3–15.
- Wink M, El-Sayed A, Sauer-Gürth H, Gonzalez J. 2009. Molecular Phylogeny of Owls (Strigiformes) Inferred from DNA Sequences of the Mitochondrial Cytochrome b and the Nuclear RAG-1 gene. *Ardea* 97(4):581-591.
- Wink M, Seibold I. 1996. Molecular phylogeny of mediterranean raptors (families Accipitridae and Falconidae). *Biology and conservation of the Mediterranean raptors*. 1994. 335-344.

- Witmer LM. 2002. The debate on avian ancestry: phylogeny, function, and fossils. *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*, 3-30.
- Wright TF, Schirtzinger E, Matsumoto T, Eberhard J, Graves G, Sanchez J, Capelli S, Müller H, Scharpegge J, Chambers G, Fleischer RC. 2008. A Multilocus Molecular Phylogeny of the Parrots (Psittaciformes): Support for a Gondwanan Origin during the Cretaceous. *Mol. Biol. Evol.* 25(10):2141–2156.
- Xu X, Zhou Z, Wang X, Kuang X, Zhang F, Du X. 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, 421(6921), 335-340.
- Xu X, Norell MA. 2004. A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature*, 431(7010), 838-841.
- Xu X, Zhao Q, Norell M, Sullivan C, Hone D, Erickson G, Guo Y. 2009. A new feathered maniraptoran dinosaur fossil that fills a morphological gap in avian origin. *Chinese Science Bulletin*, 54(3), 430-435.
- Yalden DW. 1971. The flying ability of *Archaeopteryx*. *Ibis*, 113(3), 349-356.
- Yalden DW. 1985. Forelimb function in *Archaeopteryx*. *The beginnings of birds*, Eichstätt: Freunde des Jura-Museums Eichstätt, 91-97.
- Yalden D. 1984. What size was *Archaeopteryx*? *Zoological Journal of the Linnean Society* 82: 177-188.
- Yates AM. 2004. *Anchisaurus polyzelus* (Hitchcock): the smallest known sauropod dinosaur and the evolution of gigantism among sauropodomorph dinosaurs. *Postilla*. 230:1–57.
- You HL, Lamanna MC, Harris JD, Chiappe LM, O'Connor J, Ji SA, Ji Q. 2006. A nearly modern amphibious bird from the Early Cretaceous of northwestern China. *Science*, 312(5780), 1640-1643.
- Yuan C. 2008. A new genus and species of Sapeornithidae from the Lower Cretaceous in Western Liaoning, China. *Acta Geologica Sinica* 82:48–55.
- Zeffer A, Johansson LC, Marmebro Å. 2003. Functional correlation between habitat use and leg morphology in birds (Aves). *Biological Journal of the Linnean Society*, 79(3), 461-484.
- Zhang F, Zhou Z. 2000. A primitive enantiornithine bird and the origin of feathers. *Science*, 290(5498), 1955-1959.
- Zhang F, Zhou Z, Hou L, Gu G. 2001. Early diversification of birds: evidence from a new opposite bird. *Chinese Science Bulletin*, 46(11), 945-949.
- Zhang F, Ericson PG, Zhou Z. 2004. Description of a new enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Hebei, northern China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 41(9), 1097-1107.
- Zhang F, Zhou Z, Benton MJ. 2008. A primitive confuciusornithid bird from China and its implications for early avian flight. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 51(5), 625-639.
- Zheng X, Xu X, Zhou Z, Miao D, Zhang F. 2010. Comment on “Narrow Primary Feather Rachises in *Confuciusornis* and *Archaeopteryx* Suggest Poor Flight Ability”. *Science* 330, 6002: 320. DOI: 10.1126/science.1193223
- Zheng X, O'Connor JK, Huchzermeyer F, Wang X, Wang Y, Zhang X, Zhou Z. 2014. New specimens of *Yanornis* indicate a piscivorous diet and modern alimentary canal. *PloS one*, 9(4), e95036.

- Zheng X, O'Connor J, Wang X, Wang M, Zhang X, Zhou Z. 2014. On the absence of sternal elements in *Anchiornis* (Paraves) and *Sapeornis* (Aves) and the complex early evolution of the avian sternum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13900-13905.
- Zhou Z. 2002. A new and primitive enantiornithine bird from the Early Cretaceous of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(1), 49-57.
- Zhou Z. 2004. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*, 91(10), 455-471.
- Zhou Z, Hou L. 2002. The findings discovery and study of Mesozoic birds in China. In: Chiappe, L. and Witmer, L., eds. *Mesozoic birds above the head of dinosaurs*. California University Press, 160-183.
- Zhou Z, Zhang F. 2001. Two new ornithurine birds from the Early Cretaceous of western Liaoning, China. *Chinese Science Bulletin*, 46(15), 1258-1264.
- Zhou Z, Zhang F. 2002a. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature*, 418(6896), 405-409.
- Zhou Z, Zhang F. 2002b. Largest bird from the Early Cretaceous and its implications for the earliest avian ecological diversification. *Naturwissenschaften*, 89(1), 34-38.
- Zhou Z, Zhang F. 2003a. Jeholornis compared to Archaeopteryx, with a new understanding of the earliest avian evolution. *Naturwissenschaften*, 90(5), 220-225.
- Zhou Z, Zhang F. 2003b. Anatomy of the primitive bird *Sapeornis chaoyangensis* from the Early Cretaceous of Liaoning, China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40(5), 731-747.
- Zhou Z, Chiappe LM, Zhang F. 2005. Anatomy of the Early Cretaceous bird *Eoenantiornis buhlerei* (Aves: Enantiornithes) from China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 42(7), 1331-1338.
- Zhou Z, Zhang F. 2005. Discovery of an ornithurine bird and its implication for Early Cretaceous avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(52), 18998-19002.
- Zhou Z, Zhang F. 2006. A beaked basal ornithurine bird (Aves, Ornithurae) from the Lower Cretaceous of China. *Zoologica Scripta*, 35(4), 363-373.
- Zhou Z, Clarke J, Zhang F. 2008. Insight into diversity, body size and morphological evolution from the largest Early Cretaceous enantiornithine bird. *Journal of Anatomy*, 212(5), 565-577.
- Zhou Z, Zhang F, Li ZH. 2009. A new basal ornithurine bird (*Jianchangornis microdonta* gen. et sp. nov.) from the Lower Cretaceous of China. *Vertebrata Palasiatica*, 47(4), 299-310.
- Zhou Z, Zhang F. 2010. A new Lower Cretaceous bird from China and tooth reduction in early avian evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1679), 219-227.
- Zusi RL. 1962. Structural adaptations of the head and neck in the black skimmer: *Rynchops nigra* Linnaeus (No. 3). Nuttall Ornithological Club.
- Zusi RL, Bentz GD. 1982. Variation of a muscle in hummingbirds and swifts and its systematic implications. *Proc. Biol. Soc. Wash*, 95, 412-420.

ANEXO 1

Base de datos de los especímenes de neognatas voladoras modernas que han sido analizados en esta memoria. Los códigos de referencia de los especímenes que muestran únicamente un número, proceden de la colección del *Burke Museum of the University of Washington* (Seattle, Estados Unidos), mientras que los que están identificados con las siglas MNCN proceden del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid). La masa corporal (M) está medida en gramos, la superficie alar (S_w) en cm^2 y el resto de medidas en mm. Abreviaturas de las variables definidas en el Capítulo 2 (ap. 2.1).

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHom	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Cygnus olor</i>	56584	H	82100	264,0	33,5	15,1	79,8	35,1	251,8	17,6	20,9	10,6	7,7	68,7	238,3	7,8	126,3	26,8	99,5	27,0
<i>Cygnus olor</i>	56585	M	94400	275,3	34,8	16,2	85,9	37,7	262,8	21,7	22,3	10,7	9,4	80,1	251,7	8,3	130,4	26,6	138	29,4
<i>Cygnus olor</i>	87398	M	91000	287,1	35,9	16,0	77,3	39,8	262,8	20,3	23,7	11,4	10,7	81,7	252,6	8,3	132,9	28,7	142	30,7
<i>Anser albifrons</i>	48226	H	21000	142,3	21,5	9,8	40,9	21,4	137,4	12,7	14,2	7,5	6,4	53,4	129,0	4,8	82,3	19,0	63,3	19,1
<i>Anser albifrons</i>	48227	H	23200	143,5	20,9	9,7	41,2	22,5	137,2	12,1	14,5	7,5	6,5	47,4	130,1	5,0	80,2	16,9	63,3	19,2
<i>Brania canadensis</i>	36218	H	3745,5	174,8	24,9	11,9	50,9	27,5	163,0	14,1	17,7	9,7	7,7	55,0	152,3	5,9	96,5	19,7	76,8	22,4
<i>Anas platyrhynchos</i>	54021	H	11500	90,9	14,3	7,3	21,3	14,9	79,6	8,4	10,2	5,2	4,3	23,4	72,7	3,0	57,9	12,3	45,7	12,9
<i>Anas platyrhynchos</i>	56702	M	13000	99,4	15,2	7,3	23,2	16,3	84,7	9,1	11,0	5,9	4,2	18,5	78,4	3,5	-	-	-	14,0
<i>Anas platyrhynchos</i>	56923	M	10360	93,0	14,3	6,9	22,7	14,3	78,9	8,7	10,4	5,4	4,1	17,4	72,7	3,2	54,9	-	-	12,2
<i>Anas platyrhynchos</i>	56924	H	1027,0	88,9	13,1	6,4	20,7	14,5	76,0	8,9	10,1	5,2	4,1	25,6	69,8	3,2	55,5	11,4	44,8	12,8
<i>Anas strepera</i>	32180	M	638,7	88,9	13,5	6,8	20,8	13,3	76,4	8,3	10,1	5,3	3,5	23,0	70,2	2,8	55,5	11,4	44,8	12,8
<i>Anas strepera</i>	33966	M	807,9	90,2	14,4	7,0	21,2	14,7	77,1	10,0	10,2	5,6	4,0	22,5	70,9	3,1	56,5	13,2	43,3	12,8
<i>Anas strepera</i>	37337	H	886,0	83,4	13,4	6,6	20,4	13,5	70,6	8,6	10,1	5,2	4,0	15,6	66,6	3,0	51,3	11,5	39,8	12,3
<i>Anas crecca</i>	65153	M	33113	354,6	55,6	8,9	4,4	14,4	8,6	47,7	5,3	6,6	3,4	3,0	15,0	43,8	2,0	35,0	7,6	27,4
<i>Anas crecca</i>	56976	M	351,0	60,3	9,3	4,2	14,9	8,0	52,6	6,2	7,0	3,8	2,7	15,5	48,4	2,3	36,7	8,2	28,5	9,0
<i>Anas crecca</i>	59245	M	358,0	57,6	9,7	4,2	13,5	8,3	49,8	5,7	6,8	3,5	2,9	16,1	45,7	2,1	36,7	7,8	28,9	8,7
<i>Anas crecca</i>	85409	H	305,0	56,9	8,8	4,4	13,3	8,1	49,7	6,3	6,6	3,4	2,9	17,2	45,8	2,0	36,1	7,9	28,1	8,3
<i>Anas crecca</i>	MNCN 20421	M	351,0	58,1	9,1	4,8	13,3	8,3	52,0	5,4	6,8	3,9	3,0	18,4	47,4	1,8	37,4	8,3	29,1	8,9
<i>Anas crecca</i>	MNCN 23608	H	370,0	57,6	9,2	4,6	15,0	10,5	49,3	5,5	5,5	3,5	2,5	11,6	45,3	1,6	35,7	8,1	27,7	8,8
<i>Anas crecca</i>	MNCN 23610	M	383,0	60,1	9,4	4,9	14,9	9,3	51,2	5,5	7,0	3,7	2,4	11,3	47,6	1,7	37,8	8,4	29,5	9,1
<i>Anas crecca</i>	MNCN 23614	H	300,0	58,2	9,3	4,4	14,4	8,3	51,1	5,3	6,7	3,7	2,4	12,7	46,6	1,6	36,8	7,7	29,3	8,6
<i>Aythya collaris</i>	37018	H	773,2	76,9	10,6	4,7	18,6	10,9	-	6,3	7,4	4,0	-	-	61,5	2,2	42,1	8,9	33,2	9,5
<i>Aythya collaris</i>	41670	M	936,1	77,8	11,1	5,5	18,0	11,8	67,9	7,1	8,1	4,3	3,2	20,4	63,2	2,5	42,2	9,5	32,8	10,3
<i>Aythya collaris</i>	41671	M	769,0	76,2	11,2	4,9	18,5	11,1	66,5	7,0	7,8	4,1	3,5	19,1	61,7	2,4	42,0	8,8	33,2	9,6

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dCMC	H _{max} -ANCH	LDI	LDI ₁	LDI ₂	LF	dR ₁	dR ₂	LT	LTMT	L _{ad}	C _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Cygnus olor</i>	56584	11,9	15,7	12,2	7,0	5,2	38,5	51,4	40,6	95,3	11,3	9,5	19,3	101,7	141,5	519,5	332,9	793,0	21500	2030,1
<i>Cygnus olor</i>	56585	13,5	15,9	12,7	7,1	5,6	37,4	50,9	42,1	99,0	10,6	9,6	20,3	104,3	176,3	539,9	329,8	806,0	22700	2189,8
<i>Cygnus olor</i>	87398	13,8	16,8	13,0	7,6	5,4	40,5	51,6	45,0	106,1	11,3	9,4	20,3	110,8	177,9	574,7	402,9	823,2	-	2297,9
<i>Anser albifrons</i>	48226	9,2	9,9	9,1	4,7	4,4	27,1	34,9	27,2	70,3	7,1	7,0	129,6	72,9	101,2	368,4	209,0	525,0	-	782,3
<i>Anser albifrons</i>	48227	8,6	1,6	9,3	5,0	4,3	26,8	34,0	28,3	68,7	7,3	6,8	120,9	66,0	111,0	392,1	192,9	548,1	-	817,5
<i>Brania canadensis</i>	36218	10,1	12,4	11,9	6,2	5,7	30,4	38,9	31,4	83,7	8,7	10,1	154,3	86,0	125,4	294,5	-	-	-	-
<i>Anas platyrhynchos</i>	54021	5,4	7,6	8,0	4,3	3,7	17,9	20,6	18,4	49,2	4,3	4,9	81,7	43,2	61,4	244,2	184,9	336,8	-	377,2
<i>Anas platyrhynchos</i>	56702	6,3	7,8	-	4,7	-	19,4	22,6	19,6	53,2	4,7	5,8	88,8	44,5	-	-	-	-	-	-
<i>Anas platyrhynchos</i>	56923	5,9	7,4	7,9	3,9	4,0	19,8	21,5	19,1	50,9	4,3	5,3	82,0	44,8	61,7	270,2	155,4	351,9	932,0	362,6
<i>Anas platyrhynchos</i>	56924	4,9	7,4	-	4,0	-	17,8	20,3	18,1	49,4	4,0	4,9	82,4	44,2	-	-	-	-	-	-
<i>Anas strepera</i>	32180	5,1	7,6	7,5	4,0	3,5	18,5	20,4	18,1	46,7	3,7	4,9	81,1	40,8	63,5	-	-	-	-	-
<i>Anas strepera</i>	33966	5,6	7,3	7,9	3,9	4,0	20,4	21,3	19,2	47,0	3,7	4,3	83,4	42,7	67,0	-	-	-	-	-
<i>Anas strepera</i>	37537	5,5	6,8	7,8	3,9	4,0	18,5	19,5	22,4	42,9	3,8	4,4	75,3	38,8	60,6	256,2	158,0	328,1	-	340,5
<i>Anas strepera</i>	65153	5,2	7,4	7,4	3,7	3,7	19,0	21,2	18,8	46,9	4,0	4,8	79,1	41,5	61,9	261,8	155,7	327,9	-	367,8
<i>Anas crecca</i>	33113	3,6	5,0	5,3	2,6	2,7	12,1	12,7	12,1	31,6	2,5	3,1	54,1	28,9	-	-	-	-	-	-
<i>Anas crecca</i>	56976	4,1	5,0	5,8	2,9	2,9	13,5	14,4	13,3	33,7	2,9	3,4	58,8	31,0	44,7	190,5	98,3	248,7	-	166,8
<i>Anas crecca</i>	59245	3,4	5,3	5,4	2,7	2,7	12,8	13,5	12,5	32,2	2,9	3,2	58,8	30,0	45,8	175,1	112,5	226,4	-	149,3
<i>Anas crecca</i>	85409	3,7	4,7	5,4	2,5	2,9	12,0	12,9	-	32,5	2,7	3,1	56,5	28,8	40,7	173,0	112,2	219,7	-	147,2
<i>Anas crecca</i>	MNCN 20421	3,9	5,0	5,5	3,0	2,4	-	-	-	32,9	3,0	3,2	56,7	30,2	-	-	-	-	-	-
<i>Anas crecca</i>	MNCN 23608	3,9	4,9	5,4	3,0	2,4	11,6	13,6	12,7	32,8	2,9	3,1	58,7	29,9	-	-	-	-	-	-
<i>Anas crecca</i>	MNCN 23610	4,2	4,9	5,6	3,0	2,6	12,4	13,6	12,8	34,1	2,9	3,4	-	31,4	-	-	-	-	-	-
<i>Anas crecca</i>	MNCN 23614	3,8	4,8	5,2	2,8	2,4	12,6	13,8	13,0	-	-	-	57,1	30,2	-	-	-	-	-	-
<i>Aythya collaris</i>	37018	4,0	5,5	5,4	2,6	2,7	14,9	16,4	14,0	44,0	3,4	4,0	73,6	34,0	45,7	182,5	119,5	242,2	-	197,7
<i>Aythya collaris</i>	41670	4,4	5,9	6,0	3,2	2,8	15,6	16,7	14,3	43,9	3,8	4,4	73,6	34,3	48,8	190,9	120,2	269,6	-	222,9
<i>Aythya collaris</i>	41671	3,9	5,7	5,4	2,8	2,6	15,2	16,2	14,0	43,9	3,9	4,3	73,5	34,2	47,3	189,7	123,3	257,8	-	204,4

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	Utem	Uem	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Aviha collaris</i>	41673	M	7616	75.6	10.6	5.1	18.7	11.3	65.3	6.8	8.2	4.2	3.5	15.0	60.4	2.6	42.0	9.0	33.0	9.8
<i>Oxyura jamaicensis</i>	33103	H	4199	65.5	8.6	3.8	17.8	9.5	57.0	5.4	5.8	3.0	2.7	20.2	53.6	1.8	33.4	7.5	25.9	7.2
<i>Oxyura jamaicensis</i>	36954	H	4630	68.9	8.6	4.3	16.9	9.5	59.6	4.9	5.9	3.3	3.0	19.7	56.7	2.0	33.5	7.3	26.2	7.6
<i>Oxyura jamaicensis</i>	46736	M	6050	68.8	9.0	3.9	17.9	10.4	59.6	5.7	6.1	3.5	2.5	18.3	55.8	1.8	34.7	7.8	27.0	7.9
<i>Oxyura jamaicensis</i>	50060	M	6300	70.2	9.4	4.0	18.9	10.7	62.2	5.9	6.7	3.3	3.0	23.3	58.2	2.0	35.3	7.9	27.5	8.0
<i>Tadorna tadorna</i>	56439	M	1000.0	102.4	15.2	7.0	27.9	16.3	-	9.8	11.9	5.8	-	-	89.8	3.7	60.4	14.0	46.5	15.2
<i>Tadorna tadorna</i>	56451	H	8900.0	98.2	14.5	6.7	26.7	15.5	94.3	8.8	11.1	5.8	5.2	30.2	87.9	3.2	60.3	13.3	47.0	14.2
<i>Tadorna tadorna</i>	56454	H	9700.0	97.4	14.5	6.8	25.1	14.7	91.2	9.1	10.5	5.1	4.5	23.4	85.3	3.4	56.3	12.0	44.2	13.3
<i>Merergus meranser</i>	59707	H	9500.0	95.9	14.5	7.1	27.1	16.6	91.1	8.5	11.0	5.5	4.8	26.1	85.6	3.2	57.6	12.8	44.8	14.5
<i>Merergus meranser</i>	33031	H	1110.0	85.1	12.2	6.2	22.6	12.4	71.6	8.3	10.0	4.9	3.8	21.7	66.5	2.9	51.4	11.5	39.9	10.5
<i>Merergus meranser</i>	35936	H	1301.0	84.7	12.8	5.9	21.0	12.9	-	8.0	9.9	5.0	-	-	65.4	2.9	51.6	11.7	39.9	11.1
<i>Merergus meranser</i>	35937	M	1319.9	94.7	13.9	6.9	22.9	14.2	79.6	8.8	10.7	5.7	4.4	21.6	74.3	3.2	57.4	12.7	44.7	11.9
<i>Meleagris gallopavo</i>	36165	M	1361.3	93.7	14.8	6.8	23.2	14.2	78.5	8.7	11.3	5.9	4.6	18.3	72.9	3.5	57.2	12.6	44.6	12.0
<i>Meleagris gallopavo</i>	60186	M	8100.0	74.3	14.5	6.8	18.3	13.4	83.6	8.7	8.7	4.5	-	-	38.9	-	-	-	-	10.7
<i>Meleagris gallopavo</i>	60327	H	8600.0	73.9	13.8	6.7	19.7	13.4	79.2	8.5	8.7	4.9	5.2	25.9	72.9	2.6	39.0	9.6	29.4	10.5
<i>Meleagris gallopavo</i>	63063	H	5650.0	71.8	13.3	5.8	20.0	13.0	-	8.3	8.4	4.4	6.4	24.5	70.6	2.3	36.7	9.4	27.3	10.0
<i>Meleagris gallopavo</i>	43397	H	3860.0	119.8	25.9	12.4	31.7	18.8	119.9	15.3	15.6	8.9	6.9	39.2	107.4	4.2	60.8	14.5	46.3	19.5
<i>Meleagris gallopavo</i>	43398	M	8395.4	154.0	31.8	15.1	40.2	29.3	151.0	19.7	19.6	10.4	8.1	47.3	135.0	5.9	74.9	18.6	56.3	23.6
<i>Meleagris gallopavo</i>	59381	H	3616.0	122.9	26.7	13.2	34.4	22.0	120.0	16.5	16.3	9.1	5.8	32.9	108.1	4.4	65.3	15.6	49.7	19.8
<i>Meleagris gallopavo</i>	62726	H	4538.0	127.5	27.6	13.3	32.7	22.6	126.4	16.4	16.9	9.5	7.5	38.8	112.4	4.4	64.0	14.8	49.2	20.6
<i>Lagopus lagopus</i>	58894	M	6180.0	61.3	11.9	5.8	15.2	9.2	57.5	8.1	8.5	4.1	4.0	18.8	52.9	2.3	32.4	9.2	23.2	10.1
<i>Lagopus lagopus</i>	58895	H	5850.0	61.2	11.4	6.0	14.6	10.8	57.5	8.5	7.6	4.5	3.6	19.0	51.2	2.3	32.6	8.2	24.4	9.7
<i>Lagopus lagopus</i>	58896	H	5750.0	60.7	11.5	5.7	14.4	11.0	55.6	7.6	7.5	4.0	3.4	18.6	50.6	2.1	30.2	7.9	22.2	9.9
<i>Lagopus lagopus</i>	79851	M	587.5	63.3	11.7	5.8	15.8	10.5	59.5	8.0	8.3	4.3	3.8	19.2	53.2	2.5	33.4	8.7	24.7	10.6
<i>Tetrao parvirostris</i>	44017	H	1500.0	99.7	18.9	9.2	24.3	14.2	99.2	12.1	12.5	6.5	5.5	31.4	89.2	3.9	52.6	14.7	37.9	15.7

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCI	H _{maxdcm}	LDI	LDI ₁	LDI ₂	LF	dfln	dflap	LT	LMT	L _{ad}	C _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Aviha collaris</i>	41673	3.7	6.1	5.8	3.0	2.8	14.7	16.4	13.9	43.0	4.0	4.6	73.0	34.4	-	-	-	-	-	-
<i>Oxyura jamaicensis</i>	33103	2.7	4.5	3.9	2.2	1.7	13.3	13.9	10.5	36.8	3.4	3.8	64.3	31.0	38.1	128.1	105.1	189.7	-	111.1
<i>Oxyura jamaicensis</i>	36954	2.7	4.9	4.2	2.3	1.9	13.4	13.6	-	40.2	3.4	4.3	69.4	32.8	34.7	138.9	-	-	-	-
<i>Oxyura jamaicensis</i>	46736	3.2	4.7	4.2	2.3	2.0	12.8	13.9	10.7	40.3	3.9	4.0	68.1	33.6	-	139.8	103.9	204.5	-	131.9
<i>Oxyura jamaicensis</i>	50060	3.0	5.5	4.4	2.5	1.9	14.0	14.1	10.6	39.3	3.2	4.4	68.0	33.9	43.2	155.2	93.6	219.5	-	143.0
<i>Tadorna tadorna</i>	56439	6.5	8.8	8.2	4.6	3.7	20.6	25.7	22.0	53.0	4.8	5.2	98.0	56.0	79.8	311.5	158.8	430.4	1060.0	533.3
<i>Tadorna tadorna</i>	56451	6.5	7.7	7.7	3.9	3.8	20.1	24.7	-	50.0	4.3	5.7	91.6	51.9	73.7	302.5	157.5	403.9	1040.0	485.4
<i>Tadorna tadorna</i>	56454	6.0	7.3	7.4	4.0	3.4	20.0	24.1	-	49.1	5.1	5.7	88.4	49.9	70.0	294.4	134.5	405.8	1001.0	455.5
<i>Merergus meranser</i>	59707	5.7	8.8	7.9	4.0	3.9	19.6	24.0	19.8	47.6	5.2	5.8	92.5	51.7	70.1	300.9	149.3	407.3	1020.0	432.1
<i>Merergus meranser</i>	33031	3.7	6.7	6.6	3.3	3.3	18.8	19.7	17.7	46.5	4.6	6.1	85.7	45.1	53.0	238.6	-	-	-	-
<i>Merergus meranser</i>	35936	4.0	7.1	7.3	3.6	3.7	19.4	20.1	17.7	46.4	4.7	6.1	85.7	45.1	53.0	238.6	-	-	-	-
<i>Merergus meranser</i>	35937	4.1	7.8	7.3	4.0	3.3	21.5	22.4	19.8	53.0	4.7	6.4	96.4	49.3	58.5	265.5	-	-	-	-
<i>Merergus meranser</i>	36165	4.2	7.8	7.2	3.9	3.3	22.3	22.2	20.4	51.8	4.6	6.0	95.1	49.2	58.3	268.0	-	-	-	-
<i>Meleagris gallopavo</i>	60186	3.7	7.0	-	3.2	-	12.6	13.1	14.6	69.1	6.5	6.9	105.3	72.0	91.3	225.1	193.7	339.3	780.0	454.6
<i>Meleagris gallopavo</i>	60327	3.3	7.1	7.0	3.3	3.7	13.2	13.7	15.3	67.8	6.4	5.8	95.9	67.0	86.5	220.3	179.3	295.6	765.0	466.5
<i>Meleagris gallopavo</i>	63063	3.6	6.4	6.2	2.7	3.6	12.0	12.2	14.8	65.2	5.7	5.9	-	63.8	83.8	205.7	179.1	274.6	703.0	371.0
<i>Meleagris gallopavo</i>	43397	6.2	13.3	13.8	4.8	9.2	-	23.4	-	111.0	10.1	8.8	181.1	124.0	134.7	384.6	349.4	469.4	-	1248.0
<i>Meleagris gallopavo</i>	43398	7.9	15.8	16.8	6.4	1.4	-	-	-	139.0	12.9	11.5	230.1	158.7	150.2	485.5	387.4	570.4	-	2035.3
<i>Meleagris gallopavo</i>	59381	6.1	13.7	13.4	5.1	8.3	-	22.9	22.2	116.4	11.6	9.4	190.6	132.8	128.5	-	-	-	-	-
<i>Meleagris gallopavo</i>	62726	5.9	14.7	14.5	5.5	9.0	-	23.2	22.2	116.7	10.2	9.7	-	129.6	136.8	423.6	341.4	503.6	-	1559.8
<i>Lagopus lagopus</i>	58894	3.8	6.3	7.0	3.2	3.8	13.7	13.3	12.3	62.9	4.4	4.4	80.2	40.2	67.3	201.9	126.0	261.2	690.0	259.5
<i>Lagopus lagopus</i>	58895	3.1	6.6	6.8	3.1	3.7	13.0	12.9	12.3	60.1	5.0	5.1	74.6	38.5	66.0	195.1	-	-	-	-
<i>Lagopus lagopus</i>	58896	3.7	6.2	6.1	2.9	3.3	12.4	12.1	11.2	59.4	4.4	4.4	75.9	37.5	-	174.0	123.7	230.2	628.0	208.9
<i>Lagopus lagopus</i>	79851	4.0	6.6	6.8	2.9	3.9	14.3	14.3	13.7	64.8	5.0	4.7	82.9	42.4	69.5	192.0	124.7	253.2	669.0	272.6
<i>Tetrao parvirostris</i>	44017	5.6	1.5	10.4	4.6	5.8	-	19.9	18.3	86.4	7.1	6.9	107.4	55.1	101.2	295.3	198.2	372.6	-	557.6

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Tetrao parvirostris</i>	51609	M	30400	124,4	23,6	12,0	29,3	20,0	123,8	15,1	15,7	8,7	7,3	40,8	112,3	4,7	65,8	18,7	47,1	19,4
<i>Tetrao parvirostris</i>	51655	H	19000	100,5	19,2	9,3	25,8	15,6	99,3	12,1	12,7	6,7	5,6	32,8	88,7	3,8	52,9	14,6	38,3	16,3
<i>Tetrao parvirostris</i>	60001	M	27900	124,1	23,1	12,0	32,5	19,8	123,8	14,7	15,2	8,5	-	-	113,0	4,5	63,9	17,8	46,6	20,0
<i>Perdix perdix</i>	56877	H	530,0	50,2	10,2	4,7	12,7	9,6	45,7	6,2	6,5	3,7	3,2	13,4	41,2	1,8	26,2	6,6	19,6	7,8
<i>Perdix perdix</i>	56882	M	382,0	50,3	9,5	4,4	12,1	8,9	44,6	6,4	6,5	3,6	3,0	11,4	40,0	1,7	25,7	6,8	18,9	8,0
<i>Perdix perdix</i>	58115	H	372,0	49,8	9,7	4,7	12,8	6,8	45,8	6,9	6,5	3,5	3,1	13,3	41,0	1,8	26,0	6,8	19,2	7,9
<i>Perdix perdix</i>	58116	M	404,0	47,2	9,8	4,5	11,4	9,3	43,2	6,1	6,4	3,6	3,0	12,7	38,4	1,9	25,6	6,7	19,0	8,0
<i>Coturnix coturnix</i>	53188	M	87,5	32,6	5,0	2,3	6,2	4,9	28,0	4,0	3,3	2,2	2,1	9,1	25,8	0,9	17,3	3,6	13,8	4,4
<i>Coturnix coturnix</i>	61354	H	101,0	33,2	5,5	2,6	7,6	4,6	28,6	4,3	3,8	2,2	2,4	9,6	25,7	1,1	18,0	4,1	13,9	4,8
<i>Coturnix coturnix</i>	61366	H	103,0	35,0	5,5	2,6	7,6	4,8	31,3	4,0	3,8	2,8	1,8	10,2	28,6	1,2	19,8	4,1	15,7	4,7
<i>Coturnix coturnix</i>	64806	M	95,5	35,3	5,6	2,5	7,6	5,1	-	-	-	-	-	-	28,2	1,1	19,1	4,0	15,5	4,6
<i>Podiceps nigricollis</i>	35731	M	336,7	67,5	6,7	2,9	16,9	8,3	61,4	4,5	4,5	2,6	2,3	23,5	60,0	1,4	30,4	6,3	24,7	6,3
<i>Podiceps nigricollis</i>	35732	M	446,5	70,0	6,9	3,8	20,5	8,2	63,9	4,7	4,8	2,9	2,4	23,2	62,0	1,8	31,3	6,8	24,5	6,3
<i>Podiceps nigricollis</i>	35734	H	401,5	68,6	6,7	3,2	16,0	7,8	61,9	4,4	4,7	2,7	2,1	24,7	60,4	1,8	30,3	6,2	24,1	6,0
<i>Podiceps nigricollis</i>	35736	H	367,2	67,7	6,6	3,4	16,3	7,2	62,3	4,5	4,8	2,7	2,7	24,6	60,9	1,7	30,7	6,8	23,9	6,1
<i>Podiceps cristatus</i>	46892	H	995,0	104,0	10,6	5,3	25,4	11,1	95,9	7,0	6,9	4,2	2,7	43,7	93,1	3,1	45,2	9,9	35,3	9,0
<i>Podiceps cristatus</i>	56440	H	985,0	100,4	9,7	4,9	24,4	10,7	92,0	6,7	6,6	4,1	3,1	42,1	89,3	2,6	44,7	9,1	35,6	9,0
<i>Podiceps cristatus</i>	47186	M	1250,0	-	11,3	-	27,4	11,5	103,0	7,8	7,1	4,7	4,0	38,2	100,5	3,2	48,5	8,7	39,7	9,2
<i>Aechmophorus clarkii</i>	42998	M	1305,0	115,1	11,0	5,2	36,3	11,9	103,9	7,1	7,0	4,8	3,3	45,3	101,0	2,7	51,1	9,3	41,8	9,4
<i>Aechmophorus clarkii</i>	44677	M	1290,0	114,8	10,7	4,6	30,4	11,5	103,7	6,9	6,8	4,2	3,6	31,1	101,6	2,6	50,3	9,8	4,5	9,0
<i>Aechmophorus clarkii</i>	54950	M	1020,0	116,2	11,1	4,6	35,3	11,2	102,7	6,8	6,6	3,9	3,1	37,3	100,5	2,2	49,5	9,6	39,9	9,6
<i>Aechmophorus clarkii</i>	76789	H	846,0	112,2	10,2	4,6	31,9	12,0	99,7	6,6	6,1	4,0	3,3	16,3	97,8	2,9	49,5	9,2	4,3	8,9
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	MNCH 18646	M	175,0	66,7	5,9	3,1	14,8	7,1	61,4	4,6	4,7	2,8	2,2	21,0	60,2	1,5	28,2	5,3	22,9	6,2
<i>Syrhaptes paradoxus</i>		H	273,0	40,2	8,9	4,4	12,0	7,6	45,0	6,2	6,5	4,2	3,2	15,7	40,2	2,2	26,9	7,1	19,8	8,8
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	59831	M	255,0	42,8	9,4	4,3	13,1	9,0	47,5	6,2	6,9	3,8	4,3	15,8	42,5	2,2	-	-	-	8,9

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCII	Hmaxdcm	LDI	LDII	LDII ₂	LF	dFml	dFap	LT	LTMt	L _{ad}	C _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Tetrao parvirostris</i>	51609	7,1	12,3	13,3	6,1	7,2	24,6	25,4	24,7	108,8	9,3	9,8	131,4	69,4	123,9	332,3	199,1	490,5	-	823,7
<i>Tetrao parvirostris</i>	51655	5,9	14	10,7	4,7	6,3	-	21,0	20,9	86,3	7,5	7,4	107,1	55,8	-	310,5	185,9	413,3	-	685,0
<i>Perdix perdix</i>	60001	6,7	13,3	13,4	6,6	6,8	25,2	24,3	23,9	108,4	9,2	9,8	134,5	69,3	-	-	-	-	-	-
<i>Perdix perdix</i>	56877	3,0	4,8	5,7	2,3	3,3	8,6	10,6	9,9	55,9	4,2	4,1	70,0	43,3	53,2	145,6	103,6	208,2	522,0	176,9
<i>Perdix perdix</i>	56882	2,8	5,1	5,7	2,2	3,5	9,2	10,0	10,6	55,7	4,1	4,0	69,8	41,0	53,7	154,7	110,5	202,5	560,0	188,5
<i>Perdix perdix</i>	58115	2,9	5,5	5,6	2,3	3,3	11,0	10,5	8,8	57,3	4,3	4,2	71,2	41,7	52,5	151,9	110,9	207,0	530,0	199,3
<i>Perdix perdix</i>	58116	2,7	5,3	6,0	2,3	3,7	10,7	10,5	9,0	52,6	3,8	4,0	68,2	40,5	54,9	151,5	110,9	207,9	524,0	185,4
<i>Coturnix coturnix</i>	53188	1,7	2,8	3,3	1,4	1,9	5,9	6,5	8,0	35,0	2,1	2,1	42,3	25,5	35,0	98,2	65,8	131,8	-	67,3
<i>Coturnix coturnix</i>	61354	1,6	3,2	3,1	1,5	1,6	6,2	6,8	6,3	34,6	2,5	2,5	42,2	25,7	34,9	104,4	60,0	139,8	347,0	76,2
<i>Coturnix coturnix</i>	61366	1,8	2,9	3,3	1,6	1,7	7,0	7,4	8,4	38,0	2,5	2,6	-	27,7	33,8	108,0	60,2	148,4	-	79,4
<i>Podiceps nigricollis</i>	64806	1,7	2,9	3,5	1,6	1,9	7,2	8,4	-	36,4	2,3	2,2	45,1	27,5	-	106,7	63,8	144,0	363,0	71,3
<i>Podiceps nigricollis</i>	35731	2,0	4,3	3,4	1,8	1,6	9,5	12,8	9,1	29,6	2,8	3,7	73,9	40,6	33,2	126,6	-	-	-	-
<i>Podiceps nigricollis</i>	35732	2,0	4,3	3,3	2,0	1,4	9,5	13,2	9,8	31,7	3,5	4,1	80,8	42,8	35,4	122,9	-	-	-	-
<i>Podiceps nigricollis</i>	35734	2,1	3,9	3,1	1,9	1,2	9,5	13,3	9,3	32,7	3,1	3,7	77,7	40,5	32,6	113,8	-	-	-	-
<i>Podiceps nigricollis</i>	35736	1,8	4,3	3,3	1,9	1,4	9,8	13,1	9,6	-	-	-	78,5	41,2	31,3	128,7	-	-	-	-
<i>Podiceps cristatus</i>	46892	3,8	5,2	4,5	2,6	1,9	14,2	-	-	41,7	5,2	6,0	115,6	60,9	39,5	183,0	104,8	302,4	-	235,9
<i>Podiceps cristatus</i>	56440	3,5	5,5	4,4	2,7	1,7	14,2	18,9	10,1	40,6	4,7	5,3	114,9	60,2	40,9	175,6	122,4	293,5	750,0	218,6
<i>Aechmophorus clarkii</i>	42998	3,4	5,8	4,8	2,9	1,9	13,4	19,8	11,0	44,4	5,3	5,8	127,3	67,7	49,6	195,8	96,1	280,4	-	244,6
<i>Aechmophorus clarkii</i>	44677	3,1	6,4	4,7	2,9	1,8	16,4	20,2	13,9	45,6	5,4	6,5	139,9	74,1	-	-	-	-	-	-
<i>Aechmophorus clarkii</i>	54950	3,0	6,6	4,3	2,5	1,8	15,8	21,3	-	46,1	5,2	6,5	142,0	76,0	-	-	-	-	-	-
<i>Aechmophorus clarkii</i>	76789	3,2	5,7	4,6	2,8	1,7	-	20,5	14,2	44,0	5,1	5,9	135,8	70,8	-	-	-	-	-	-
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	MNCH 18646	2,0	4,1	3,0	1,9	1,2	8,4	11,9	8,7	30,8	2,9	3,7	73,1	40,9	-	-	-	-	-	-
<i>Syrhaptes paradoxus</i>		3,5	5,3	6,8	2,5	4,3	8,6	12,7	18,5	38,3	3,5	3,4	50,0	22,5	36,9	232,0	104,2	265,9	-	177,6
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	59831	3,8	5,1	-	-	-	9,1	13,0	19,2	40,2	3,4	3,3	50,1	22,5	34,6	243,5	98,6	271,6	690,0	177,3

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHcm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMcD	HCMC
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	59841	M	2680	41,8	9,2	4,3	12,8	7,5	45,6	6,4	6,3	3,6	3,9	15,9	41,3	1,9	27,6	7,0	2,7	8,6
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	59842	M	2580	41,8	9,7	4,5	11,5	7,2	46,4	6,4	6,3	3,6	3,7	16,2	41,9	2,2	-	-	-	-
<i>Ptilinopus regina</i>	62874	H	134,7	30,2	7,0	3,0	8,3	5,5	32,5	4,3	4,3	2,5	2,3	13,1	32,9	1,4	20,2	4,5	15,6	5,6
<i>Ptilinopus regina</i>	62961	H	98,2	29,5	6,8	3,2	8,3	5,2	34,8	4,0	4,4	2,7	2,6	10,2	31,4	1,6	20,1	4,3	15,8	6,1
<i>Ptilinopus regina</i>	62962	M	102,5	30,9	7,2	3,0	7,6	5,6	32,3	4,3	4,2	2,3	3,0	12,3	32,3	1,3	21,1	4,2	16,9	5,7
<i>Ptilinopus regina</i>	62976	M	78,0	30,7	7,1	3,1	7,9	6,1	35,7	4,5	4,4	2,4	-	-	-	-	20,8	4,4	16,5	6,1
<i>Ducula rubricera</i>	58730	H	6600	60,3	14,0	6,1	17,7	11,0	70,2	9,3	9,1	4,9	3,8	19,9	63,0	3,1	38,1	7,5	3,6	11,7
<i>Ducula rubricera</i>	63088	H	6400	58,2	13,1	6,1	16,3	9,5	-	8,8	8,7	4,8	-	-	58,9	2,8	36,6	7,9	28,8	11,3
<i>Ducula rubricera</i>	63171	M	6500	59,7	13,6	5,8	15,3	10,8	69,4	8,7	8,5	4,7	4,3	19,7	62,0	2,8	38,1	8,1	3,0	11,3
<i>Ducula rubricera</i>	76370	H	5700	56,8	13,6	5,7	15,8	10,0	65,5	8,8	8,5	4,3	3,8	19,5	58,9	2,6	35,9	8,5	27,4	11,6
<i>Columba rupestris</i>	59754	M	2980	45,0	10,8	5,1	13,5	7,9	51,2	6,2	6,5	4,0	3,1	16,8	46,6	2,3	31,0	7,3	23,7	8,9
<i>Columba rupestris</i>	59755	M	2340	43,7	10,7	4,7	13,3	7,9	49,8	6,4	6,5	3,9	3,1	15,7	45,5	2,1	31,0	7,1	23,9	9,2
<i>Columba rupestris</i>	59986	H	2400	42,6	10,2	4,7	11,8	7,1	48,9	6,1	6,4	3,8	3,4	17,2	45,0	2,0	30,2	6,9	23,3	8,6
<i>Columba livia</i>	56846	M	3400	45,7	11,1	5,6	14,0	8,3	54,0	7,5	7,3	4,2	3,3	17,2	48,5	2,5	34,0	7,3	26,8	10,0
<i>Columba livia</i>	66264	H	2450	43,6	10,6	4,9	12,2	7,6	51,8	7,3	6,9	3,8	3,1	17,9	46,5	2,1	32,5	7,6	24,9	9,6
<i>Columba livia</i>	76161	M	2420	43,9	10,5	4,9	13,0	7,9	52,7	6,6	6,9	4,0	3,4	18,0	48,1	2,3	32,6	6,9	25,7	9,3
<i>Podargus strigoides</i>	57300	H	2520	79,7	14,1	5,1	25,7	9,5	93,0	7,6	8,7	3,9	3,9	22,9	86,7	2,9	38,1	8,7	29,5	10,4
<i>Podargus strigoides</i>	62802	M	2980	82,2	14,2	5,4	25,0	10,3	97,1	7,6	8,7	4,2	3,2	22,9	91,9	2,5	41,2	8,7	32,5	10,0
<i>Podargus strigoides</i>	62983	H	2230	74,9	13,0	4,8	24,5	8,5	87,5	7,6	7,6	3,4	3,8	23,3	82,3	2,4	36,2	7,5	28,8	9,5
<i>Podargus strigoides</i>	79150	Unk	4300	82,6	15,0	5,8	24,1	10,9	97,0	8,2	8,4	4,2	4,1	23,2	91,0	2,8	39,9	8,2	31,7	10,8
<i>Chordeiles minor</i>	59297	M	65,0	39,7	6,5	3,0	11,0	5,7	48,9	4,3	5,0	2,5	2,1	15,0	46,6	1,4	-	-	-	7,1
<i>Chordeiles acutipennis</i>	48336	M	52,6	35,6	6,3	2,9	10,3	5,6	46,5	4,1	4,5	2,5	1,9	12,1	43,8	1,1	26,1	4,6	21,5	6,6
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	48003	H	120,1	43,3	8,7	3,9	12,6	7,1	54,9	5,4	5,8	2,8	2,4	17,4	51,0	1,3	28,4	6,2	22,3	8,3
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	84731	H	113,0	43,3	8,2	4,3	13,1	6,3	54,9	5,1	6,1	3,1	2,0	11,9	51,4	1,6	27,9	-	-	8,3
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	87389	Unk	98,6	44,1	8,5	3,9	13,4	7,3	54,1	4,9	6,0	2,8	1,9	16,3	51,2	1,3	27,1	5,8	21,3	8,2

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCH	H _{maxcm}	LDI	LDH _i	LDH _e	LF	dHnl	dFap	LT	LTMt	L _{ad}	C _{max}	c	Lw	B	S _w
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	59841	3,4	5,2	6,1	2,4	3,7	9,5	12,8	19,2	37,8	3,2	3,1	48,0	22,3	34,9	242,0	111,7	276,7	683,0	169,1
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	59842	-	-	-	2,5	-	-	12,4	20,0	38,9	3,5	3,5	49,5	22,0	33,3	218,2	102,5	283,1	-	160,5
<i>Ptilinopus regina</i>	62874	2,1	3,5	4,4	1,5	3,0	6,8	8,5	9,0	28,5	2,4	2,2	31,4	21,3	38,4	130,7	71,3	166,9	403,0	114,9
<i>Ptilinopus regina</i>	62961	2,7	3,4	-	1,5	-	-	8,6	-	27,1	2,5	2,4	35,4	20,5	38,2	130,1	82,0	165,8	407,0	108,9
<i>Ptilinopus regina</i>	62962	2,2	3,5	4,4	1,4	3,0	-	9,1	-	29,3	2,1	2,1	38,3	20,6	37,1	130,0	84,5	176,8	414,0	127,4
<i>Ptilinopus regina</i>	62976	2,3	3,7	4,7	1,5	3,2	6,7	8,7	8,6	28,0	2,3	2,2	36,1	20,6	35,1	132,5	73,3	160,9	396,0	107,8
<i>Ducula rubricera</i>	58730	4,5	7,3	8,5	2,9	5,5	12,5	16,4	16,5	51,2	4,8	4,4	64,5	34,3	61,2	239,0	148,3	319,5	755,0	408,7
<i>Ducula rubricera</i>	63088	4,6	6,8	8,3	2,9	5,4	13,5	16,1	18,1	50,2	4,3	4,3	63,0	32,4	66,0	239,4	-	-	-	-
<i>Ducula rubricera</i>	63171	4,4	6,9	8,8	2,9	5,9	13,7	16,4	19,0	52,4	4,0	4,1	66,4	34,1	66,8	235,1	153,0	300,3	754,0	409,7
<i>Ducula rubricera</i>	76370	4,4	7,3	8,2	2,6	5,6	12,5	15,9	16,9	49,2	4,0	4,0	64,3	32,3	-	-	-	-	-	-
<i>Columba rupestris</i>	59754	3,4	5,5	7,4	2,9	4,6	11,0	14,2	19,9	40,4	3,7	3,5	54,5	29,9	-	221,2	124,6	271,7	665,0	230,1
<i>Columba rupestris</i>	59755	3,8	5,4	7,7	2,7	5,2	10,6	14,3	18,5	39,7	3,6	3,1	54,5	28,4	55,1	233,2	134,2	267,8	665,0	256,3
<i>Columba rupestris</i>	59986	3,3	5,3	7,4	2,6	4,7	10,6	13,8	18,4	38,3	3,4	3,1	54,1	28,3	53,9	229,9	112,0	269,9	651,0	252,4
<i>Columba livia</i>	56846	3,8	6,2	7,9	2,8	5,4	11,3	15,0	16,6	41,5	3,8	3,5	57,3	31,2	-	-	-	-	-	-
<i>Columba livia</i>	66264	4,0	5,6	7,1	2,5	4,6	-	13,7	17,8	39,2	3,4	3,1	54,9	29,3	-	226,8	113,4	279,2	638,0	313,8
<i>Columba livia</i>	76161	3,4	5,9	7,4	2,7	4,8	11,1	14,6	16,7	40,2	3,5	3,2	55,2	30,4	56,2	222,5	119,9	266,2	-	272,3
<i>Podargus strigoides</i>	57500	3,6	6,8	7,8	2,5	5,3	11,8	16,6	14,5	41,3	3,2	3,3	69,2	30,9	79,4	272,2	190,6	360,0	992,0	614,0
<i>Podargus strigoides</i>	62802	3,6	6,3	7,9	2,8	5,2	13,3	18,1	-	44,8	3,4	3,6	73,2	34,5	77,8	287,9	202,2	397,7	935,0	757,8
<i>Podargus strigoides</i>	62983	3,8	5,7	7,0	2,1	4,9	11,0	15,8	13,0	38,6	3,0	3,3	67,7	27,4	-	262,4	173,9	338,1	830,0	532,9
<i>Podargus strigoides</i>	79150	4,4	6,4	7,6	2,5	5,9	-	17,8	15,9	42,9	3,6	3,6	71,8	32,9	74,2	282,8	190,0	373,2	895,0	593,5
<i>Chordeiles minor</i>	59297	2,7	4,4	-	1,7	-	8,0	12,2	14,6	20,9	1,6	1,6	28,4	14,7	41,3	218,7	84,5	284,1	-	191,9
<i>Chordeiles acutipennis</i>	48336	2,7	3,9	4,1	1,5	2,6	8,8	12,0	14,3	19,9	1,4	1,6	-	15,2	34,8	182,7	88,3	227,7	-	163,8
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	48003	3,6	4,7	5,2	1,8	3,5	9,0	14,7	15,5	27,4	2,0	2,1	36,6	18,5	-	-	-	-	-	-
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	84731	3,4	4,9	-	1,9	-1,9	8,5	14,4	15,3	26,5	2,3	2,5	36,6	18,6	50,4	206,9	107,0	271,6	650,0	212,2
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	87389	3,3	4,9	4,9	2,0	2,8	-	14,5	-	27,5	2,2	2,4	37,5	18,5	55,1	215,7	107,5	270,6	610,0	229,3

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	Ucm	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Hemiprocne mystacea</i>	60348	H	57,5	22,5	6,3	3,1	9,2	5,3	26,1	3,5	4,3	2,5	0,9	7,0	24,1	1,0	19,7	4,8	15,0	6,9
<i>Hemiprocne mystacea</i>	63244	H	64,8	23,3	6,1	3,0	9,0	5,8	26,4	3,3	4,2	2,4	1,0	7,5	25,1	1,1	20,3	5,0	15,3	6,8
<i>Hirundapus caudacutus</i>	46916	M	114,0	18,9	6,6	5,4	7,9	6,2	25,8	4,8	5,9	3,4	0,7	4,7	24,6	1,6	-	-	-	8,4
<i>Hirundapus caudacutus</i>	47230	M	121,4	17,5	6,4	5,6	7,4	6,7	25,0	4,6	5,6	3,2	0,7	4,3	27,1	1,6	27,1	6,3	2,8	8,3
<i>Hirundapus caudacutus</i>	47231	H	107,0	16,2	6,0	4,8	6,7	6,2	22,9	4,4	5,6	2,9	0,6	4,4	22,0	1,5	25,2	5,7	19,6	8,0
<i>Hirundapus caudacutus</i>	47345	H	119,0	17,2	6,4	5,0	7,5	5,6	23,2	4,2	5,4	3,0	0,5	3,4	21,9	1,5	25,2	5,4	19,8	8,1
<i>Apus pacificus</i>	43829	M	37,4	12,0	5,2	3,6	5,7	4,6	19,0	3,5	4,2	2,0	0,3	1,8	17,5	1,0	20,0	4,3	15,7	5,7
<i>Apus pacificus</i>	44330	M	37,4	11,6	5,1	3,6	5,4	4,2	18,2	3,1	4,0	2,3	0,3	1,7	17,0	1,1	19,3	4,3	15,0	5,7
<i>Apus pacificus</i>	44398	H	35,0	11,6	5,0	3,4	5,0	4,0	17,8	2,9	3,9	2,2	0,4	1,3	16,4	1,1	18,9	4,1	14,8	5,6
<i>Apus pacificus</i>	46958	H	40,8	11,7	5,0	3,5	5,2	4,2	17,6	2,8	3,7	1,9	0,4	1,6	16,4	0,9	18,4	3,9	14,4	5,4
<i>Aegothales cristatus</i>	62801	M	34,9	27,2	6,1	2,1	7,8	3,6	35,5	2,7	3,8	1,8	1,0	6,5	33,1	0,8	18,0	3,6	14,4	4,4
<i>Aegothales cristatus</i>	62800	M	46,5	29,5	6,0	2,2	8,1	3,8	37,7	3,0	2,8	1,7	1,2	6,6	35,1	0,7	17,9	3,7	14,2	4,6
<i>Tetrax tetrax</i>	64702	M	758,0	88,5	15,5	6,9	27,0	10,1	92,4	9,5	8,9	4,7	4,5	28,8	87,1	3,3	45,5	11,1	34,5	12,3
<i>Centropus milo</i>	66047	M	790,0	56,7	12,2	4,8	13,8	8,4	46,3	6,5	6,5	4,7	2,7	15,2	41,6	2,4	25,1	7,5	17,6	8,7
<i>Eudynamis scolopacea</i>	62904	M	241,0	54,5	11,5	4,7	14,0	7,0	51,6	6,6	6,9	4,1	2,4	14,8	46,1	2,1	25,5	6,5	19,3	9,0
<i>Eudynamis scolopacea</i>	64911	H	236,5	49,3	10,1	3,9	14,7	5,2	47,9	5,4	6,1	3,5	2,6	11,8	44,1	2,1	23,7	5,8	17,8	8,3
<i>Eudynamis scolopacea</i>	64912	H	156,2	52,5	9,9	4,0	15,2	6,1	49,7	6,0	6,1	3,5	2,9	14,3	45,0	1,4	24,9	6,2	18,7	7,6
<i>Cuculus canorus</i>	56572	M	105,0	38,3	8,5	3,6	11,6	5,9	39,7	5,1	5,5	2,8	1,8	13,1	36,3	1,7	20,4	5,8	14,6	7,2
<i>Cuculus canorus</i>	56781	M	118,0	39,4	8,4	4,2	13,2	6,1	-	-	5,7	3,2	-	-	38,3	1,7	22,2	5,3	16,8	7,0
<i>Cuculus canorus</i>	58077	M	113,4	39,2	8,5	3,7	12,4	6,6	41,1	5,5	5,6	3,0	1,6	9,2	38,1	1,7	21,4	5,4	16,0	6,9
<i>Cuculus canorus</i>	59705	M	144,0	40,5	8,4	3,8	13,3	5,8	42,1	5,0	5,7	3,3	2,0	7,6	39,0	1,7	22,4	5,6	16,8	7,6
<i>Coccyzus americanus</i>	47999	M	39,7	30,0	5,8	2,6	7,2	4,3	30,3	3,5	3,7	2,2	1,5	7,3	27,5	0,8	15,8	4,4	11,4	4,9
<i>Coccyzus americanus</i>	54762	H	60,1	31,6	6,1	2,7	9,3	3,8	30,3	3,5	4,0	2,2	1,4	6,4	27,6	0,8	15,9	3,9	12,1	5,2
<i>Coccyzus americanus</i>	54994	H	99,6	29,6	6,5	2,6	8,8	4,7	29,3	3,4	3,6	2,1	1,5	6,3	26,6	1,0	15,1	-	-	4,9
<i>Coccyzus americanus</i>	54997	M	50,2	30,1	6,7	2,6	7,9	4,1	29,3	3,6	3,7	2,3	1,4	7,0	27,0	1,3	14,7	-	-	5,0

Especie	Ref. Museo	HCmCa	HCmCp	DCMC	dMCII	H _{m-avcm}	LDI	LDI _I	LDI _{II}	LF	dFnl	dFap	LT	LTMT	L _{al}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Hemiprocne mystacea</i>	60348	3.0	4.0	4.7	2.1	2.5	7.1	10.2	12.7	17.8	1.5	1.6	22.0	9.2	33.7	200.6	72.7	228.6	513.0	118.9
<i>Hemiprocne mystacea</i>	63244	2.7	4.1	4.5	2.0	2.5	-	10.5	12.5	-	-	-	21.9	9.4	34.2	193.5	68.5	219.6	528.0	109.2
<i>Hirundapus caudacutus</i>	46916	4.0	4.4	-	3.8	-	-	14.6	19.0	28.4	2.5	2.5	40.3	17.1	24.1	207.4	68.1	233.2	-	123.1
<i>Hirundapus caudacutus</i>	47230	4.0	4.3	5.5	3.4	2.5	10.5	15.1	19.1	26.9	2.0	2.4	37.1	16.2	23.2	202.5	73.3	231.4	-	122.0
<i>Hirundapus caudacutus</i>	47231	3.7	4.3	5.4	3.4	2.0	9.5	13.5	17.2	26.0	1.9	2.1	37.4	15.6	23.2	192.1	68.5	218.8	-	110.3
<i>Hirundapus caudacutus</i>	47345	4.0	4.9	5.5	3.8	1.8	9.5	13.0	17.6	26.7	2.1	2.4	36.1	16.0	24.0	205.4	69.2	219.7	-	106.5
<i>Apus pacificus</i>	43829	2.5	3.2	4.4	2.4	1.9	6.9	9.8	13.6	17.6	1.4	1.5	-	-	20.4	175.5	55.5	193.9	-	76.8
<i>Apus pacificus</i>	43830	2.5	3.1	4.5	2.4	2.1	6.7	9.5	13.3	18.4	1.4	1.5	25.3	10.9	20.6	171.1	-	-	-	-
<i>Apus pacificus</i>	44398	2.5	3.4	4.4	2.2	2.2	-	9.4	12.5	17.2	1.5	1.4	24.0	10.0	19.5	166.0	55.2	175.3	-	65.1
<i>Apus pacificus</i>	46958	2.2	3.2	4.1	2.2	1.9	6.3	8.8	12.1	17.7	1.4	1.5	24.6	9.9	20.3	-	55.5	182.0	-	72.5
<i>Aegothales cristatus</i>	62801	1.9	2.6	3.4	1.5	1.9	-	8.1	-	20.7	1.7	1.6	-	24.0	32.3	123.7	78.1	154.7	388.0	112.7
<i>Aegothales cristatus</i>	62800	1.9	2.7	3.6	1.3	2.3	-	8.0	-	22.6	1.7	1.5	40.0	25.1	35.2	133.5	82.9	167.7	410.0	133.5
<i>Tetrax tetrax</i>	64702	4.8	7.5	7.3	2.9	4.4	14.7	19.2	16.3	58.3	5.3	5.5	96.3	63.5	55.2	240.0	149.5	360.7	880.0	444.2
<i>Centropus milo</i>	66047	3.5	5.2	7.2	2.2	5.0	9.9	12.1	9.4	73.8	6.7	6.0	112.2	73.5	68.4	275.4	267.5	338.6	770.0	731.5
<i>Eudynamis scolopacea</i>	62904	3.1	5.9	6.2	2.1	4.1	9.8	12.2	9.5	43.7	3.4	3.1	-	35.2	61.6	232.9	127.4	258.0	630.0	262.5
<i>Eudynamis scolopacea</i>	64911	3.0	5.3	5.7	2.2	3.5	9.3	11.8	9.1	40.3	3.1	3.0	57.6	35.1	54.0	202.0	133.5	253.3	608.0	276.8
<i>Eudynamis scolopacea</i>	64912	2.9	4.8	5.9	2.3	3.6	9.7	11.9	9.4	44.2	3.3	3.2	61.6	36.8	60.9	202.5	133.7	249.6	620.0	258.7
<i>Cuculus canorus</i>	56572	2.9	4.3	5.0	1.7	3.3	6.0	11.6	10.4	27.9	2.2	2.1	38.6	22.8	48.8	208.5	108.0	239.9	-	217.1
<i>Cuculus canorus</i>	56781	3.1	3.9	5.8	2.0	3.8	-	11.5	-	29.0	2.4	2.3	38.7	22.7	-	214.8	109.4	245.3	609.0	216.9
<i>Cuculus canorus</i>	58077	3.2	3.8	5.0	1.8	3.2	8.1	11.9	11.0	28.5	2.3	2.2	39.5	22.4	45.2	240.2	121.6	265.2	602.0	249.2
<i>Cuculus canorus</i>	59705	2.9	4.6	5.9	2.1	3.8	8.4	12.3	11.5	29.3	2.5	2.3	40.5	23.9	-	241.2	107.7	268.2	645.0	264.6
<i>Coccyzus americanus</i>	47999	2.1	2.8	3.9	1.3	2.6	5.9	-	-	28.3	1.9	1.9	39.9	26.9	42.4	140.0	-	-	-	-
<i>Coccyzus americanus</i>	54762	2.3	2.9	4.2	1.4	2.8	6.4	8.7	6.7	30.0	2.1	2.1	-	27.8	-	-	-	-	-	-
<i>Coccyzus americanus</i>	54994	2.2	2.8	3.7	1.3	2.4	5.8	8.6	6.1	28.2	2.1	2.0	38.8	23.3	38.4	137.1	80.6	144.7	-	90.1
<i>Coccyzus americanus</i>	54997	2.4	2.7	4.3	1.4	2.9	5.8	8.1	6.3	28.1	1.9	1.8	39.1	25.9	36.1	137.2	-	-	-	-

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Leb	LU	epU	edU	dU	UHcm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Grus canadensis</i>	85110	H	35000	114,5	28,4	12,9	49,6	23,5	-	16,6	15,2	8,6	-	-	-	6,6	89,2	17,5	71,7	19,4
<i>Grus canadensis</i>	85111	H	42000	193,5	28,3	13,8	55,0	22,7	212,8	16,3	16,3	9,9	9,5	64,1	202,3	6,7	95,0	19,1	75,9	20,9
<i>Grus canadensis</i>	85112	M	39800	191,5	27,3	12,8	56,2	24,5	223,0	15,8	15,5	8,9	7,7	59,2	214,4	6,1	94,5	18,2	76,3	20,1
<i>Fulica atra</i>	56917	H	563,0	74,3	9,9	4,2	17,3	13,3	65,7	6,6	6,2	4,0	3,4	16,8	62,2	2,4	40,8	8,0	32,8	8,2
<i>Fulica atra</i>	56881	M	825,0	76,2	10,3	4,6	17,1	14,3	68,0	6,5	6,7	3,9	3,0	17,7	63,9	2,4	42,7	8,4	34,3	8,5
<i>Gallinix cinerea</i>	64904	H	188,2	53,9	8,0	3,3	10,8	7,9	50,7	5,3	5,0	2,9	2,8	16,3	47,2	1,6	31,8	5,9	25,9	6,9
<i>Gallinix cinerea</i>	64933	H	194,0	56,5	8,2	3,2	11,7	7,9	52,1	5,4	5,3	3,2	2,7	15,0	48,9	1,7	33,5	-	-	5,8
<i>Gallinix cinerea</i>	64918	M	305,0	68,4	10,4	4,2	14,6	8,9	63,3	6,7	6,1	3,7	3,8	18,9	58,4	1,9	39,9	7,3	32,5	8,0
<i>Gallinix cinerea</i>	64910	M	330,5	63,9	9,8	4,3	14,7	9,3	60,3	6,4	6,1	3,8	3,3	18,6	56,0	2,0	38,8	7,4	31,3	8,1
<i>Porphyrio porphyrio</i>	82829	M	1063,0	91,2	13,8	5,6	19,4	13,9	86,7	8,6	9,0	5,4	4,7	24,4	80,9	2,9	59,2	10,5	48,8	11,7
<i>Porphyrio porphyrio</i>	62805	H	749,0	81,3	12,1	5,5	18,9	13,1	75,8	8,0	7,9	4,8	4,1	20,0	69,8	2,9	51,8	8,9	42,9	10,7
<i>Porphyrio porphyrio</i>	63060	H	715,0	74,3	11,3	5,0	16,0	11,3	67,6	7,2	7,3	4,5	3,6	19,1	62,4	2,4	43,8	8,3	35,5	10,2
<i>Rallus aquaticus</i>	MNCN 18802	H	58,0	33,2	4,4	2,1	6,2	3,6	26,6	2,9	2,7	1,8	1,4	7,5	24,7	0,9	18,5	3,3	15,3	4,1
<i>Tauraco corythaix</i>	52920	M	310,0	47,3	11,4	3,9	15,8	6,6	43,3	5,3	5,2	3,0	2,4	14,8	39,6	1,8	21,6	6,1	15,5	7,7
<i>Corythaixoides concolor</i>	52910	H	217,0	44,0	11,5	4,5	15,7	6,1	44,1	4,9	5,3	3,4	2,8	15,4	40,5	2,2	22,0	6,2	15,8	7,4
<i>Gavia adamsii</i>	60479	H	4250,0	197,0	20,0	9,8	59,7	21,9	160,2	14,5	21,8	9,0	7,5	56,8	156,6	4,8	103,5	41,8	61,7	16,8
<i>Gavia adamsii</i>	57001	H	4650,0	189,4	21,1	9,8	61,4	22,7	151,9	14,0	20,6	9,1	7,9	51,5	147,1	4,7	99,9	38,6	61,3	17,1
<i>Gavia adamsii</i>	57003	H	4310,0	197,6	19,1	9,6	62,0	22,4	158,9	14,6	22,8	9,8	8,6	61,8	158,6	5,1	104,1	41,1	63,0	17,1
<i>Gavia adamsii</i>	57004	M	5560,0	208,7	21,3	10,8	64,8	23,9	172,0	15,4	22,3	9,9	9,3	62,8	170,1	5,5	112,0	42,4	69,7	17,6
<i>Gavia stellata</i>	44122	H	1500,0	136,7	14,1	7,0	44,4	16,3	108,8	9,5	11,5	6,3	4,2	40,2	107,7	3,8	72,8	28,4	44,5	11,3
<i>Gavia stellata</i>	44259	M	1850,0	142,1	15,2	7,3	56,7	17,3	114,0	9,9	12,5	6,3	4,2	39,0	112,8	3,4	76,1	28,5	47,6	12,4
<i>Gavia stellata</i>	44260	H	1500,0	127,2	13,5	6,1	52,9	17,4	-	9,1	12,2	6,3	-	-	104,9	2,9	70,6	-	-	10,9
<i>Gavia stellata</i>	44261	H	1700,0	135,7	12,3	6,9	46,0	16,5	110,0	9,6	11,9	6,5	4,4	40,8	108,7	3,5	71,7	28,6	43,1	11,8
<i>Diomedea immutabilis</i>	33201	H	2500,0	253,9	21,2	10,7	48,3	22,9	249,3	14,3	14,2	6,4	3,6	58,1	246,5	4,7	99,2	18,0	81,2	19,0

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCH	H _{max} cm	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dflap	dfln	LT	LINT	Lal	Cmax	c	Lw	B	Sw
<i>Grus canadensis</i>	85110	7,8	11,6	11,3	6,1	5,2	-	37,6	32,5	100,6	9,0	9,8	207,1	168,2	103,4	464,7	32,66	673,8	1690,0	1540,6
<i>Grus canadensis</i>	85111	9,2	11,7	11,7	5,9	5,8	-	38,7	32,9	112,6	9,2	10,3	249,4	216,5	104,3	483,3	29,50	681,5	1820,0	1766,8
<i>Grus canadensis</i>	85112	7,5	12,6	10,9	5,8	5,7	23,2	37,5	33,0	105,0	8,8	9,6	229,4	206,5	107,6	472,1	33,56	755,0	1800,0	1714,1
<i>Fulica atra</i>	56917	3,6	4,6	5,2	2,7	2,5	14,4	15,4	13,3	56,0	4,3	4,3	101,5	57,7	58,3	181,8	10,26	250,4	645,0	231,8
<i>Fulica atra</i>	56581	3,1	5,4	4,9	2,9	2,0	15,4	15,7	13,9	57,4	4,7	5,1	107,6	61,3	60,6	200,6	129,1	286,5	736,0	271,0
<i>Gallinix cinerea</i>	64904	2,7	4,2	4,4	2,0	2,4	11,4	12,2	10,3	53,4	3,7	3,6	93,9	58,9	55,0	-	115,3	229,6	-	180,0
<i>Gallinix cinerea</i>	64933	3,0	2,8	4,5	2,3	2,2	-	12,5	-	55,6	3,6	4,0	99,9	63,9	56,8	162,3	118,2	267,4	565,0	229,2
<i>Gallinix cinerea</i>	64918	3,3	4,6	5,4	2,7	2,7	14,3	14,4	13,0	65,5	4,1	4,3	119,3	79,3	69,4	207,2	-	-	-	-
<i>Gallinix cinerea</i>	64910	3,5	4,6	5,1	2,7	2,4	12,7	14,1	12,5	61,4	4,1	4,0	106,2	70,7	61,0	190,7	125,0	219,4	655,0	244,0
<i>Porphyrio porphyrio</i>	82829	4,8	6,9	8,1	4,4	3,6	18,7	21,9	19,2	85,6	6,2	6,2	150,7	106,8	-	283,5	205,2	367,9	970,0	594,4
<i>Porphyrio porphyrio</i>	62805	4,9	5,8	7,0	3,9	3,1	17,1	19,4	16,3	77,1	5,6	5,9	137,6	94,7	81,5	254,3	161,8	337,0	840,0	454,3
<i>Porphyrio porphyrio</i>	63060	4,4	5,8	6,1	3,1	3,4	13,7	15,9	14,5	76,2	5,6	5,3	133,3	86,5	69,1	234,8	146,7	306,0	727,0	381,6
<i>Rallus aquaticus</i>	MNCN 18802	1,9	2,2	2,5	1,5	1,5	6,8	6,1	6,0	36,5	2,6	2,7	57,3	35,0	-	-	-	-	-	-
<i>Tauraco corythaix</i>	52920	3,2	4,5	5,6	2,4	3,1	7,1	11,5	9,5	56,9	4,9	4,7	77,5	44,7	55,2	170,4	161,3	195,1	-	301,9
<i>Corythaixoides concolor</i>	52910	2,9	4,5	5,3	2,5	2,7	6,6	11,3	8,9	37,2	4,1	3,8	57,7	35,3	52,8	196,0	-	-	-	-
<i>Gavia adamsii</i>	60479	4,2	12,6	10,9	6,0	4,9	26,4	-	30,2	59,0	6,8	8,6	-	89,7	37,7	348,0	155,3	551,3	-	714,1
<i>Gavia adamsii</i>	57001	4,8	12,3	11,1	6,5	4,7	28,1	30,8	30,2	58,1	6,7	8,8	-	86,0	44,1	362,5	170,6	525,0	-	678,1
<i>Gavia adamsii</i>	57002	4,8	13,6	12,1	7,0	5,8	29,7	33,3	33,9	62,4	8,2	9,4	-	97,4	-	387,2	182,9	534,2	-	765,6
<i>Gavia adamsii</i>	57003	4,0	13,1	11,3	6,1	5,3	28,0	32,6	30,9	59,9	7,5	9,0	-	92,2	39,9	380,7	157,0	544,3	-	725,5
<i>Gavia adamsii</i>	57004	4,3	13,3	11,9	7,2	4,8	30,1	34,7	33,0	64,7	7,2	8,8	-	100,1	40,9	399,2	170,3	560,6	-	788,2
<i>Gavia stellata</i>	44122	4,1	7,3	7,9	4,5	3,5	19,5	22,0	19,8	40,8	6,2	7,6	-	73,2	34,2	266,5	-	-	-	-
<i>Gavia stellata</i>	44259	4,2	8,2	8,4	4,9	3,6	21,0	21,9	21,4	40,2	6,7	8,0	-	77,4	34,4	288,5	122,2	409,6	-	384,4
<i>Gavia stellata</i>	44260	3,2	7,7	-	3,9	-	20,0	21,8	-	36,4	5,0	6,7	-	68,2	32,6	273,2	-	-	-	-
<i>Gavia stellata</i>	44261	3,0	8,8	7,5	4,1	3,4	20,3	23,7	21,1	40,2	5,8	7,8	-	73,8	29,3	275,8	130,4	393,0	-	361,5
<i>Diomedea immutabilis</i>	33201	8,0	11,2	9,4	5,6	3,8	43,1	47,2	51,5	72,4	6,8	6,2	162,1	87,6	65,5	481,3	146,7	819,7	-	977,7

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LI	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	au	UHkm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Diomedea immutabilis</i>	35364	M	2191.0	237.8	20.5	9.5	46.6	22.7	238.2	14.2	13.5	5.6	4.7	89.7	234.4	4.1	92.3	16.6	75.7	18.1
<i>Macronectes giganteus</i>	38048	M	4653.0	244.9	26.5	12.3	61.1	27.7	238.6	17.3	16.6	7.7	6.3	70.1	231.8	5.8	103.2	21.1	82.2	21.5
<i>Fulmarus glacialisoides</i>	38024	M	585.0	106.9	12.7	5.6	26.7	14.0	105.6	9.1	9.3	4.5	3.2	38.6	103.7	2.8	51.5	10.7	4.8	10.9
<i>Fulmarus glacialisoides</i>	38025	H	705.0	113.6	12.9	5.9	28.1	16.1	111.7	10.0	9.6	4.9	-	-	108.9	2.6	54.2	11.2	43.0	11.9
<i>Pterodroma solandri</i>	55582	H	516.0	102.6	12.1	5.8	22.7	13.0	107.4	9.3	8.8	4.7	2.9	46.6	105.3	3.0	52.6	10.6	42.1	12.3
<i>Puffinus pacificus</i>	68952	H	389.0	99.3	10.9	5.0	20.5	10.6	103.2	7.9	7.3	4.0	3.0	40.5	100.2	2.6	49.2	8.5	4.7	10.6
<i>Puffinus pacificus</i>	68954	M	364.0	101.1	10.5	4.7	21.9	9.9	105.3	8.1	7.3	3.9	3.0	17.6	103.1	2.3	49.9	9.2	4.7	10.3
<i>Puffinus pacificus</i>	78197	H	247.0	99.0	10.0	4.7	21.0	9.9	103.5	7.9	7.5	4.1	2.6	35.9	101.0	2.4	49.7	9.5	4.2	10.6
<i>Puffinus griseus</i>	85392	H	770.0	109.4	11.6	7.2	26.7	11.3	102.8	10.0	9.1	5.1	3.1	15.6	99.7	3.0	57.0	10.5	46.5	11.2
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60503	M	152.0	44.3	7.0	3.2	9.0	4.9	34.5	5.8	5.6	3.2	0.9	9.0	32.0	1.4	25.5	5.8	19.7	6.2
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60504	M	132.0	41.3	6.7	2.6	10.0	4.5	33.2	5.3	5.2	2.7	1.1	7.5	31.2	1.2	24.1	5.8	18.4	5.8
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60505	H	142.0	42.0	6.6	2.6	9.1	4.6	32.9	4.9	5.1	2.5	0.8	7.6	30.2	1.4	23.4	5.6	17.8	5.8
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60507	H	144.0	42.9	7.0	3.1	9.1	5.2	32.8	5.8	5.4	3.0	0.8	11.2	30.5	1.3	23.6	5.8	17.8	5.9
<i>Myiateria americana</i>	55850	M	2287.5	172.8	28.7	13.0	50.1	25.2	220.0	16.6	15.1	8.4	7.2	60.5	210.6	6.3	99.3	16.4	83.0	21.2
<i>Platalea ajaja (=Ajaja ajaja)</i>	45515	H	1470.0	126.9	20.4	9.2	37.5	14.9	-	-	10.8	6.3	-	-	-	4.2	69.0	13.8	55.2	14.7
<i>Platalea ajaja (=Ajaja ajaja)</i>	45516	H	1540.0	124.6	20.7	9.1	38.2	16.0	148.6	12.1	11.2	6.3	-	-	140.6	4.2	68.8	13.2	55.5	15.1
<i>Platalea ajaja (=Ajaja ajaja)</i>	45811	H	1360.0	125.1	20.4	9.3	38.4	16.8	147.0	11.8	11.2	6.7	5.8	50.9	139.2	4.5	69.6	13.4	56.2	14.7
<i>Plegadis chihli</i>	41969	M	650.0	92.8	15.0	6.5	26.1	13.4	106.3	8.4	8.6	4.6	5.3	36.3	100.3	3.1	55.3	10.5	44.8	11.4
<i>Plegadis chihli</i>	59268	M	538.0	89.7	14.4	6.0	25.5	11.6	102.3	8.2	8.5	4.3	4.1	35.2	97.1	2.9	53.3	9.9	43.4	10.7
<i>Plegadis chihli</i>	59269	H	272.1	75.5	12.3	5.1	22.5	9.7	84.7	6.5	6.7	3.6	4.3	30.4	80.1	2.2	44.8	8.8	36.0	8.9
<i>Plegadis chihli</i>	59279	H	386.0	82.0	13.2	5.8	23.7	10.4	93.5	7.7	8.0	4.2	3.8	36.1	88.7	2.7	49.5	9.2	4.3	10.2
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59227	H	2950.0	285.7	37.6	16.6	79.0	44.4	317.7	22.8	21.3	11.5	13.4	151.7	307.4	8.1	133.2	31.0	12.3	29.5
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59228	H	2500.0	291.5	40.6	18.3	80.5	46.3	324.4	23.1	21.1	11.3	15.0	153.4	313.0	8.4	134.3	30.8	13.5	28.6
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59302	M	6130.0	302.6	39.6	19.1	84.6	46.9	348.6	24.0	22.7	12.2	15.3	158.4	338.1	8.4	144.3	32.0	112.3	30.7
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59235	M	7950.0	299.3	41.9	17.6	84.2	46.6	339.7	23.3	22.2	11.9	16.4	149.3	328.4	8.1	139.1	33.0	16.5	30.8

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCI	H _{m-arcum}	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dFnd	dFap	LT	LTMT	L _{al}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Diomedea immutabilis</i>	35364	6.7	11.4	8.7	4.7	4.1	40.2	42.2	47.8	71.7	6.8	6.2	154.1	81.9	62.4	-	-	-	-	-
<i>Macronectes giganteus</i>	38048	9.2	12.3	11.7	6.6	5.1	48.5	53.7	-	90.1	8.4	8.9	185.9	97.4	67.0	485.7	229.3	830.4	-	1194.0
<i>Fulmarus glacialisoides</i>	38024	3.7	7.2	6.6	3.4	3.4	24.2	27.2	34.3	44.5	3.8	3.7	-	48.4	42.6	312.9	-	-	-	-
<i>Fulmarus glacialisoides</i>	38025	4.6	7.3	6.6	3.4	3.2	24.8	28.9	32.6	48.8	4.1	4.1	97.8	52.6	46.6	327.5	139.4	436.9	-	445.8
<i>Pterodroma solandri</i>	55582	4.7	7.6	7.1	3.6	3.5	26.4	24.9	32.0	37.4	3.2	3.3	77.1	44.1	40.3	293.7	106.7	397.2	-	306.2
<i>Puffinus pacificus</i>	68952	4.6	6.1	6.3	2.9	3.4	21.8	23.7	25.2	32.0	3.2	3.2	78.0	47.0	46.6	313.6	103.7	453.0	1000.0	407.0
<i>Puffinus pacificus</i>	68954	4.4	5.9	5.5	2.8	2.7	22.2	22.9	-	32.7	3.2	3.2	77.0	47.0	44.7	274.4	125.7	412.2	950.0	405.2
<i>Puffinus pacificus</i>	78197	4.3	6.3	6.4	3.1	3.3	22.3	23.7	23.9	32.1	3.5	3.0	77.6	47.7	41.9	287.1	119.5	434.4	1010.0	374.5
<i>Puffinus griseus</i>	85392	3.8	7.4	6.7	3.6	3.1	28.7	25.9	30.5	40.7	4.4	4.3	108.7	59.7	40.3	296.5	100.3	422.3	-	317.1
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60503	2.3	3.8	4.4	1.8	2.6	12.7	11.6	13.7	25.6	2.3	2.2	51.7	28.4	21.5	123.0	56.7	167.8	-	84.4
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60504	2.0	3.8	4.0	1.6	2.4	12.1	11.0	12.6	23.5	2.0	2.1	47.6	25.6	21.2	121.0	56.7	159.5	-	77.6
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60505	1.9	4.0	4.0	1.7	2.4	11.8	11.0	12.5	23.4	2.0	2.2	47.9	25.1	21.7	120.4	59.8	145.5	-	76.2
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	60507	1.9	4.4	4.2	1.9	2.4	12.7	10.6	13.1	22.8	2.0	2.2	47.4	25.5	22.3	62.0	62.0	162.7	-	84.6
<i>Myiateria americana</i>	55850	9.1	12.2	13.4	5.2	8.2	-	39.6	31.1	98.8	10.4	9.7	265.2	209.1	152.9	495.8	-	-	-	-
<i>Platalea ajaja (=Ajaja ajaja)</i>	45515	5.7	9.0	8.9	3.8	5.1	22.4	23.5	73.3	73.3	6.7	6.6	146.0	99.6	91.8	344.6	213.7	482.6	-	849.0
<i>Platalea ajaja (=Ajaja ajaja)</i>	45516	6.5	8.6	9.0	4.1	4.9	21.4	30.0	22.3	75.3	6.7	6.9	149.1	104.9	86.9	330.0	220.5	474.7	-	827.3
<i>Platalea ajaja (=Ajaja ajaja)</i>	45811	6.1	8.7	9.1	4.3	4.8	21.1	29.2	22.7	72.7	7.0	7.4	146.8	101.7	95.8	352.4	238.8	487.9	-	880.3
<i>Plegadis chihli</i>	41969	4.9	6.6	6.9	2.9	3.9	16.5	22.5	20.1	59.8	4.7	4.6	140.2	101.7	71.6	-	-	-	-	-
<i>Plegadis chihli</i>	59268	4.0	6.7	6.4	3.2	3.2	15.4	21.9	-	57.0	4.5	4.4	135.6	99.2	73.3	263.2	184.3	371.2	-	483.5
<i>Plegadis chihli</i>	59269	3.4	5.5	5.7	2.4	3.3	13.7	18.0	16.1	49.0	4.0	4.3	98.7	67.4	64.6	228.5	140.8	310.8	-	351.9
<i>Plegadis chihli</i>	59279	3.8	6.3	6.5	2.9	3.6	15.4	20.1	17.1	51.7	4.4	4.4	111.3	81.3	67.5	250.4	161.2	346.5	-	422.5
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59227	11.4	18.1	18.5	8.3	1.2	45.2	47.2	46.2	105.4	12.5	11.7	175.4	113.9	116.1	548.7	304.7	881.7	-	2057.9
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59228	13.3	15.3	19.0	8.9	1.3	44.8	49.8	44.4	105.4	12.3	11.8	177.1	116.2	124.7	-	-	-	-	-
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59302	11.4	19.3	21.3	9.6	11.6	47.6	49.7	49.5	110.5	13.5	12.8	186.5	125.0	117.0	582.4	355.8	934.2	-	2270.8
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	59235	13.1	17.7	20.2	9.0	11.3	45.4	49.0	47.7	-	-	-	182.6	118.9	125.7	581.4	356.0	910.4	-	2364.7

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcub	Lcb	LU	epU	edU	au	Uhm	Ucm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMcD	HCMC
<i>Ardea cinerea</i>	46890	H	15000	167,1	21,5	9,9	34,0	19,8	199,8	12,7	12,6	6,1	6,4	90,5	192,8	4,3	90,1	13,9	76,2	15,8
<i>Ardea cinerea</i>	46891	M	16200	174,4	23,3	10,1	35,8	22,3	-	12,8	12,5	7,2	-	-	203,5	4,1	96,4	14,6	81,9	16,8
<i>Ardea cinerea</i>	54682	H	15500	164,7	21,3	9,4	32,0	19,0	-	12,0	-	6,0	-	-	-	-	88,9	13,3	75,6	15,0
<i>Egretta sacra</i>	42502	H	455,0	99,7	14,0	5,5	19,2	11,3	117,5	8,0	8,4	4,2	5,3	44,7	112,5	2,5	55,4	8,8	46,5	10,1
<i>Egretta sacra</i>	42590	H	455,0	104,5	15,0	6,2	21,4	12,1	123,8	9,1	8,8	4,2	5,0	44,3	118,1	2,6	58,6	9,6	49,0	11,3
<i>Egretta sacra</i>	42606	H	470,0	100,0	14,0	5,8	19,4	11,2	-	8,0	-	4,1	-	-	-	-	55,1	9,0	46,9	10,7
<i>Egretta sacra</i>	42633	M	569,0	105,6	15,5	6,5	21,8	12,0	123,9	8,8	8,9	4,5	6,3	41,8	118,3	2,9	58,0	9,7	48,4	11,4
<i>Isobrychus eurhythmus</i>	47044	H	140,0	55,2	7,4	2,7	10,2	6,2	61,6	4,5	4,3	2,5	2,5	17,9	58,3	1,3	32,0	5,4	26,6	5,6
<i>Isobrychus eurhythmus</i>	47046	M	132,0	58,6	7,6	2,8	11,1	7,0	62,6	4,5	4,4	2,2	-	-	59,1	1,3	32,8	5,6	27,2	6,0
<i>Isobrychus eurhythmus</i>	47047	H	123,0	55,3	7,2	2,9	10,7	6,3	59,4	4,6	4,3	2,5	2,3	19,2	55,8	1,5	31,0	5,5	25,5	5,6
<i>Isobrychus cinamomeus</i>	64913	M	121,8	57,7	7,4	3,0	12,0	7,0	60,8	4,9	4,5	2,6	2,8	18,6	57,4	1,7	34,1	5,6	28,5	5,9
<i>Fregata magnificens</i>	73907	H	16800	195,5	28,1	11,6	53,1	21,9	-	16,9	19,2	9,0	-	-	-	5,6	123,3	26,3	97,4	27,3
<i>Fregata magnificens</i>	73908	M	1205,0	-	27,2	11,2	45,4	23,6	244,2	16,1	17,3	8,3	-	-	236,7	5,7	110,4	22,6	87,8	24,9
<i>Fregata minor</i>	42921	M	970,0	175,5	23,1	10,7	44,4	22,4	228,5	15,5	16,7	8,9	6,7	87,8	224,1	5,6	101,0	23,3	77,7	23,7
<i>Fregata minor</i>	42582	H	1425,0	185,0	26,0	11,9	48,7	22,5	238,7	16,2	17,0	8,9	9,4	77,4	233,0	5,7	110,5	21,6	88,9	25,7
<i>Fregata minor</i>	42782	H	16000	181,3	25,8	11,3	49,2	22,0	235,6	17,0	18,0	8,7	8,8	85,5	232,0	5,9	108,8	23,5	85,2	25,7
<i>Fregata minor</i>	42923	H	15000	185,5	25,7	11,0	50,0	23,5	240,7	16,7	17,9	9,2	8,2	81,5	235,9	5,3	108,7	21,2	87,5	24,8
<i>Sula sula</i>	42571	M	825,0	150,2	17,7	5,8	32,1	19,9	170,3	11,9	10,9	5,5	4,3	60,9	164,9	3,7	66,6	14,5	52,2	14,9
<i>Sula sula</i>	42572	Unk	975,0	158,0	18,2	6,4	32,8	23,0	175,4	11,9	11,5	6,1	4,5	47,7	172,5	3,9	68,1	15,1	53,0	15,7
<i>Sula sula</i>	42574	H	1025,0	161,7	18,5	6,6	33,5	21,7	171,8	11,6	11,2	5,7	4,1	51,8	173,1	4,0	70,3	16,7	53,6	15,4
<i>Sula leucogaster</i>	42580	H	15500	170,3	19,9	6,8	38,2	22,7	182,4	13,5	13,0	6,6	5,1	41,0	175,3	4,2	75,5	17,4	58,1	17,4
<i>Sula leucogaster</i>	42917	M	11000	157,2	18,5	6,8	33,1	21,2	172,0	12,7	12,0	6,9	3,6	39,8	172,0	4,3	72,5	10,2	62,3	15,7
<i>Sula bassana (=Morus)</i>	38108	H	16900	231,3	24,1	8,9	49,3	28,5	199,9	16,4	17,7	8,3	5,7	38,0	195,5	5,6	92,6	18,8	73,7	19,2
<i>Sula bassana (=Morus)</i>	73815	H	1417,0	225,9	22,8	8,3	50,0	30,2	195,7	15,8	17,3	8,1	6,3	40,8	189,3	5,6	90,9	19,6	71,2	19,4
<i>Sula serratior (=Morus)</i>	62928	M	1693,0	211,1	21,9	8,1	43,6	26,4	185,4	14,8	15,5	7,1	5,0	44,6	180,6	5,2	84,7	16,9	67,7	18,1

Especie	Ref. Museo	HCmCa	HCmCp	DCMC	dMCI	H _{m-avcIII}	LDI _h	LDI _h	LDI _h	LF	dfln	dflap	LT	LJMT	I _{eq}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Ardea cinerea</i>	46890	5,8	1,8	9,2	4,3	5,0	22,9	30,3	26,8	85,8	6,9	7,0	205,5	155,1	119,5	438,3	277,5	613,5	-	1451,1
<i>Ardea cinerea</i>	46891	6,8	1,4	9,6	4,6	5,1	-	33,5	29,8	90,8	6,9	7,1	210,8	162,7	140,5	446,4	306,7	649,3	-	1558,2
<i>Ardea cinerea</i>	54682	5,6	9,4	9,5	4,3	5,2	23,3	31,7	26,4	84,2	6,6	6,4	198,9	147,2	117,0	432,4	-	-	-	-
<i>Egretta sacra</i>	42502	4,1	6,3	6,2	3,0	3,1	-	19,3	18,9	56,9	4,5	4,5	107,6	77,2	-	257,2	-	-	-	-
<i>Egretta sacra</i>	42590	4,4	6,8	6,0	2,8	3,3	15,9	20,2	19,8	59,7	5,2	4,5	116,0	82,3	91,6	285,7	-	-	-	-
<i>Egretta sacra</i>	42606	4,3	6,5	6,4	2,8	3,6	-	20,4	19,1	55,4	4,6	4,6	-	72,1	83,2	270,1	194,1	370,1	-	549,0
<i>Egretta sacra</i>	42633	4,6	6,8	6,6	2,9	3,7	-	20,3	19,5	59,9	5,1	4,7	113,4	80,8	87,6	285,7	-	-	-	-
<i>Isobrychus eurhythmus</i>	47044	2,2	3,4	4,0	1,8	2,2	-	10,7	9,7	43,6	2,8	2,7	70,9	47,6	50,3	140,4	96,8	204,1	-	164,4
<i>Isobrychus eurhythmus</i>	47047	2,3	3,3	3,8	1,8	1,9	9,3	9,7	9,7	42,8	2,6	2,6	69,0	44,8	49,8	143,1	100,3	200,0	-	154,7
<i>Isobrychus cinamomeus</i>	64913	2,6	3,3	3,9	1,8	2,9	8,8	10,4	9,5	47,5	2,9	2,7	75,3	49,8	45,8	139,1	96,5	213,7	532,0	172,3
<i>Fregata magnificens</i>	73907	11,5	15,8	13,3	7,2	6,2	42,5	56,3	54,7	55,5	7,0	7,2	74,8	22,5	106,9	562,1	232,3	892,9	-	1753,8
<i>Fregata magnificens</i>	73908	11,2	13,7	12,5	7,6	4,9	36,8	50,4	49,0	52,0	6,5	6,7	68,4	20,1	100,2	559,4	219,0	873,7	-	1511,6
<i>Fregata minor</i>	42921	11,0	12,7	12,2	5,9	6,3	35,2	48,7	47,4	50,0	6,8	6,9	64,4	19,5	94,3	551,3	-	-	-	-
<i>Fregata minor</i>	42582	11,8	14,0	12,6	6,8	5,8	39,8	50,9	46,3	50,6	7,3	7,5	69,2	20,6	-	562,6	213,0	805,6	-	1056,1
<i>Fregata minor</i>	42782	10,1	15,6	13,0	6,9	6,1	37,5	50,8	51,3	51,9	7,4	7,5	67,1	-	99,3	-	-	-	-	-
<i>Fregata minor</i>	42923	11,3	13,5	12,7	7,3	5,4	36,9	51,0	-	51,9	6,7	6,7	67,3	21,2	-	525,6	-	-	-	-
<i>Sula sula</i>	42571	5,9	9,7	8,4	3,9	4,4	26,5	29,7	31,8	43,8	4,8	5,4	62,3	33,1	64,9	351,8	144,8	552,6	-	561,9
<i>Sula sula</i>	42572	6,4	9,3	8,7	4,1	4,6	27,6	31,6	32,7	47,3	5,3	5,6	67,3	35,1	73,5	382,4	155,0	578,0	-	574,7
<i>Sula leucogaster</i>	42574	5,3	1,9	9,2	5,0	4,2	27,8	31,2	33,9	44,9	6,1	6,4	65,1	35,2	79,8	382,8	137,1	592,1	-	633,6
<i>Sula leucogaster</i>	42580	6,8	1,6	10,4	4,9	5,5	27,1	34,6	-	58,0	7,0	6,6	84,0	49,4	70,9	364,5	178,3	558,9	-	693,0
<i>Sula leucogaster</i>	42917	5,1	1,7	15,9	4,7	11,2	26,7	34,7	33,5	51,6	5,6	6,0	79,9	45,1	68,2	333,2	-	-	-	-
<i>Sula bassana (=Morus)</i>	38108	7,0	12,2	11,5	5,9	5,6	38,9	46,0	45,5	72,1	6,9	8,0	105,3	59,6	79,2	472,2	187,5	778,5	-	920,9
<i>Sula bassana (=Morus)</i>	73815	6,8	12,6	12,2	5,9	6,3	41,1	46,2	45,8	71,7	6,8	7,3	107,3	59,0	84,8	472,8	187,3	720,5	1800,0	901,3
<i>Sula serratior (=Morus)</i>	62928	6,5	11,6	11,1	5,3	5,8	-	42,7	44,0	66,4	6,6	6,7	100,2	53,9	81,1	471,3	188,5	637,7	-	738,3

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	LcHp	LcH	LU	epU	edU	dU	UHm	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Sula serrat</i> (=Morus)	63012	H	13300	211,3	21,4	7,8	43,0	25,6	182,1	14,8	15,9	7,0	5,1	44,0	178,3	5,6	84,7	16,0	68,7	18,3
<i>Phalacrocorax carbo</i>	59908	M	18500	159,5	18,3	9,2	40,8	30,3	171,9	12,1	12,7	6,2	5,6	63,9	168,5	4,9	76,6	15,3	61,3	15,3
<i>Phalacrocorax carbo</i>	61351	M	22500	162,9	18,0	9,0	42,3	27,4	173,1	12,1	12,3	6,6	5,8	65,1	166,4	4,8	79,1	15,0	64,1	15,5
<i>Phalacrocorax carbo</i>	62870	H	13080	148,1	16,0	8,4	37,5	29,4	158,5	11,2	11,6	6,3	5,7	58,9	154,2	4,5	69,3	13,6	55,7	14,7
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	45686	M	12700	117,8	13,4	6,0	27,4	21,1	-	-	9,4	4,7	-	-	121,9	3,7	59,0	11,5	47,5	10,9
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	45750	H	10400	111,1	12,5	6,2	27,8	18,5	116,5	8,4	8,9	4,4	3,7	27,7	112,1	3,5	53,9	10,4	43,5	10,9
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	45751	H	9100	112,0	11,5	5,9	27,6	23,2	118,9	8,3	8,8	4,1	4,1	53,5	115,6	3,6	53,0	10,7	42,3	10,6
<i>Larus argentatus</i>	56577	M	11750	145,9	18,3	7,6	35,9	24,4	166,5	11,5	12,4	5,4	5,5	57,6	161,1	3,4	83,8	13,0	7,8	16,8
<i>Larus argentatus</i>	56578	M	12500	142,5	18,8	7,5	34,1	22,8	159,6	11,2	12,2	5,8	6,4	56,0	154,5	3,7	78,9	13,5	65,4	15,2
<i>Larus argentatus</i>	56728	M	10650	136,6	16,9	7,1	33,7	21,4	151,8	11,0	11,8	5,4	5,6	35,1	145,9	3,5	77,3	12,1	65,3	14,9
<i>Larus argentatus</i>	56821	M	11600	-	17,4	-	32,5	21,1	156,7	11,1	11,9	5,8	6,9	48,6	151,3	3,3	79,3	12,6	66,7	15,4
<i>Larus crassirostris</i>	47279	H	525,0	101,4	12,5	5,5	23,0	16,4	115,7	8,2	8,9	4,1	4,2	35,4	111,7	2,6	59,4	9,7	49,6	11,5
<i>Larus crassirostris</i>	47291	M	675,0	108,0	14,1	5,8	26,8	19,4	124,1	9,1	9,9	4,4	5,5	40,6	120,1	3,0	63,6	10,4	53,2	13,0
<i>Larus crassirostris</i>	47296	H	560,0	97,2	13,0	5,2	21,7	16,7	110,0	8,3	9,1	3,9	4,6	41,3	106,2	2,7	-	-	-	11,9
<i>Larus crassirostris</i>	47297	H	545,0	100,9	13,4	5,6	25,1	18,1	115,3	8,6	9,2	4,2	3,9	26,5	111,3	2,8	59,7	10,1	49,6	11,9
<i>Larus pipixcan</i>	32154	H	226,8	71,7	9,6	4,0	16,4	11,7	-	6,3	7,0	3,2	-	-	-	-	43,2	7,3	35,9	9,2
<i>Larus pipixcan</i>	85108	H	249,0	74,9	10,1	4,4	17,2	13,2	84,6	6,5	7,4	3,5	2,9	27,3	81,7	2,2	45,8	8,2	37,6	9,5
<i>Larus pipixcan</i>	86565	M	281,0	80,5	10,2	4,6	19,4	13,7	90,6	6,5	7,2	3,4	3,8	25,1	87,6	2,2	48,3	7,4	4,8	9,4
<i>Larus pipixcan</i>	86603	H	163,3	73,3	9,7	4,0	17,2	12,1	84,3	6,1	6,8	3,2	3,6	28,1	81,8	1,9	44,6	7,7	37,0	9,2
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45436	H	483,3	92,5	12,1	5,0	22,0	16,1	116,1	8,3	8,6	4,5	4,8	26,9	112,8	2,7	56,0	9,5	46,5	11,9
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45715	M	467,0	88,7	12,2	5,2	20,4	16,6	-	8,4	9,1	4,8	-	-	-	-	53,9	10,1	43,7	12,0
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45805	H	492,0	92,7	12,3	5,4	21,7	17,7	116,8	8,7	9,3	4,5	3,8	39,4	114,3	2,4	55,5	11,0	44,5	12,5
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45815	M	490,0	88,9	12,3	4,9	21,0	16,3	114,3	8,3	8,9	4,2	3,4	25,3	111,0	2,8	53,7	10,3	43,4	12,0
<i>Chlidonias niger</i>	56892	M	59,0	40,4	5,7	2,6	10,5	7,0	47,3	4,2	4,6	2,3	1,8	9,0	46,3	1,2	26,8	5,1	21,7	6,4
<i>Chlidonias niger</i>	56898	Unk	67,7	41,7	6,2	2,7	10,1	7,4	50,1	4,3	4,6	2,2	2,1	12,3	48,8	1,4	27,5	5,0	22,5	6,4

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCII	H _{max} -dcm	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dfln	dflap	LT	LTMf	I _g	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Sula serrat</i> (=Morus)	63012	7,1	11,2	10,9	5,3	5,6	36,3	42,3	42,1	67,5	6,4	6,7	99,1	53,2	80,6	456,8	162,9	713,6	1705,0	805,6
<i>Phalacrocorax carbo</i>	59908	6,1	9,2	8,5	3,9	4,6	29,6	30,6	30,5	59,1	6,9	8,3	107,8	64,0	94,3	324,8	-	-	-	-
<i>Phalacrocorax carbo</i>	61351	6,0	9,5	8,1	3,8	4,2	31,5	32,1	31,8	64,4	7,8	9,2	114,6	67,7	-	-	-	-	-	-
<i>Phalacrocorax carbo</i>	62870	5,8	8,9	8,2	4,1	4,9	28,1	28,5	28,7	54,4	6,9	8,4	100,5	58,1	77,8	302,7	166,9	460,2	-	664,8
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	45686	4,0	6,9	6,8	3,1	3,7	22,3	25,0	23,3	47,6	5,3	6,6	82,4	48,4	70,5	233,8	164,6	361,2	-	460,3
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	45750	4,1	6,8	5,9	2,8	3,3	21,5	21,6	21,7	45,3	5,4	5,2	78,8	47,6	67,8	244,9	145,0	363,5	-	436,2
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	45751	3,7	6,9	6,0	2,7	3,3	21,5	22,2	21,2	43,7	5,4	6,4	77,1	45,7	64,5	230,4	158,9	360,8	-	408,4
<i>Larus argentatus</i>	56577	7,0	9,8	8,7	3,9	4,8	21,6	34,6	36,3	-	-	-	-	-	81,3	481,2	208,0	652,9	1585,0	1106,8
<i>Larus argentatus</i>	56578	5,8	9,4	9,1	3,9	5,2	20,7	34,1	34,4	-	-	-	-	-	76,3	467,2	198,0	648,6	1540,0	1015,6
<i>Larus argentatus</i>	56728	6,1	8,8	8,3	3,6	4,7	19,4	32,6	32,6	-	-	-	-	-	80,4	417,0	167,3	594,4	1474,0	867,2
<i>Larus argentatus</i>	56821	5,8	9,6	8,3	3,6	4,8	20,8	33,9	33,9	-	-	-	-	-	84,9	433,0	185,0	570,4	1506,0	837,4
<i>Larus crassirostris</i>	47279	4,7	6,8	6,7	2,8	3,9	15,4	25,2	26,0	44,0	3,5	3,6	83,6	54,0	62,8	343,9	149,7	471,5	-	558,0
<i>Larus crassirostris</i>	47291	4,7	8,3	7,5	3,1	4,4	15,6	26,4	27,9	49,9	3,8	3,5	93,1	57,4	65,8	379,0	-	-	-	-
<i>Larus crassirostris</i>	47296	4,6	7,3	-	3,1	-	15,6	24,5	25,6	43,7	3,5	3,1	83,3	51,2	60,4	366,2	-	-	-	-
<i>Larus crassirostris</i>	47297	4,9	7,0	6,9	3,0	3,9	15,7	25,7	25,5	45,3	3,8	3,5	86,8	54,0	69,9	347,8	-	-	-	-
<i>Larus pipixcan</i>	32154	3,9	5,3	5,4	2,1	3,3	11,9	18,0	-	33,1	2,7	2,8	65,7	40,1	48,3	-	-	-	-	-
<i>Larus pipixcan</i>	85108	3,7	5,8	5,3	2,2	3,1	12,7	20,0	20,5	32,8	2,7	2,8	66,1	40,0	-	274,4	-	-	-	-
<i>Larus pipixcan</i>	86565	3,7	5,8	5,8	2,5	3,2	12,4	20,8	21,3	34,9	2,9	2,7	70,2	43,1	51,1	275,4	118,3	370,6	920,0	393,0
<i>Larus pipixcan</i>	86603	3,5	5,7	5,4	2,2	3,2	12,1	18,7	20,8	32,2	2,7	2,7	64,1	39,2	-	-	-	-	-	-
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45436	4,7	7,2	7,3	4,3	4,1	17,7	27,0	31,4	42,0	3,4	3,1	74,0	36,5	51,4	369,3	-	-	-	-
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45715	4,4	7,6	7,4	3,1	4,4	17,4	25,7	29,0	40,6	3,2	3,6	70,5	35,1	50,1	358,1	-	-	-	-
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45805	5,1	7,4	7,7	3,2	4,5	17,9	26,9	29,9	40,8	3,4	3,4	71,0	34,1	50,9	366,0	128,3	477,4	-	419,2
<i>Thalasseus maximus</i> (=Sterna)	45815	4,8	7,1	7,1	2,9	4,2	17,5	26,3	30,2	40,2	3,2	3,2	70,9	33,6	48,6	354,2	-	-	-	-
<i>Chlidonias niger</i>	56892	2,6	3,8	4,2	1,6	2,6	8,3	-	15,0	19,1	1,7	1,7	34,8	16,2	28,7	217,9	-	-	-	-
<i>Chlidonias niger</i>	56898	2,3	4,4	3,9	1,7	2,2	8,1	13,9	15,6	18,5	1,6	1,6	34,5	15,9	-	223,6	82,1	274,8	623,0	174,9

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Leb	LU	epU	edU	dU	UHcm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMcp	LCMCd	HCMC
<i>Chlidonias niger</i>	56905	H	69,5	39,5	5,8	2,5	8,9	6,4	46,3	4,1	4,5	2,3	1,9	15,7	45,5	1,4	25,8	5,0	2,8	6,4
<i>Chlidonias niger</i>	56906	M	62,0	41,2	5,9	2,5	9,5	7,3	48,8	4,2	4,7	2,3	2,2	11,9	47,5	1,3	26,9	4,9	22,1	6,5
<i>Rynchops niger</i>	36014	H	241,3	74,7	10,6	4,9	20,1	13,6	91,6	6,9	7,8	3,4	2,8	37,6	89,6	1,9	44,9	7,9	37,0	10,1
<i>Rynchops niger</i>	45694	M	342,0	82,6	12,0	5,9	21,4	15,5	102,1	8,6	9,1	4,2	3,7	18,6	99,2	2,6	51,7	8,8	42,9	11,8
<i>Rynchops niger</i>	45695	H	253,0	75,6	10,7	4,7	18,0	13,1	93,3	7,5	8,0	3,6	2,2	22,5	90,9	2,3	47,2	7,8	39,3	10,6
<i>Stercorarius pomarinus</i>	49162	M	617,0	107,9	14,6	6,6	25,9	19,0	114,5	9,9	10,0	5,0	5,3	38,3	111,5	3,5	57,5	11,2	46,3	13,2
<i>Stercorarius pomarinus</i>	49165	M	647,0	110,0	15,0	6,4	27,1	18,6	117,6	9,6	10,5	4,5	4,8	35,8	113,2	3,5	58,6	10,3	48,2	13,2
<i>Stercorarius pomarinus</i>	49166	M	700,0	110,3	14,9	6,6	26,9	20,2	118,0	9,5	10,8	4,5	4,6	34,6	113,9	3,5	58,0	10,2	47,9	13,4
<i>Stercorarius pomarinus</i>	59608	M	571,0	109,8	14,5	6,3	26,3	18,1	-	9,3	10,0	4,8	-	-	-	3,6	-	-	-	13,1
<i>Uria lomvia</i>	80877	M	919,0	92,4	11,0	4,1	41,8	11,1	72,5	10,4	9,4	6,3	2,5	14,1	69,4	3,9	47,0	12,3	34,7	11,1
<i>Uria aadge</i>	79468	H	925,0	86,9	9,1	3,9	39,1	11,0	65,2	10,3	9,0	5,7	2,4	14,1	62,0	3,5	42,5	12,9	29,6	10,4
<i>Fratercula cirrhata</i>	43839	Unk	840,0	77,0	8,3	3,9	17,1	10,2	61,9	9,7	9,3	5,5	2,5	15,6	59,2	3,3	43,3	10,8	32,5	9,9
<i>Fratercula cirrhata</i>	44412	M	875,0	81,3	9,8	3,9	17,3	9,9	65,5	9,8	9,0	5,2	2,6	20,3	63,2	2,3	43,8	10,9	32,9	10,4
<i>Cerphus carbo</i>	43843	H	700,0	74,0	8,5	4,1	18,9	10,6	61,6	8,5	8,7	5,1	2,4	10,3	58,9	3,1	41,5	10,4	31,1	10,0
<i>Cerphus carbo</i>	43859	H	610,0	73,8	9,5	4,2	19,2	11,0	63,2	8,5	8,7	5,2	2,2	10,9	60,4	3,2	42,5	9,9	32,5	9,9
<i>Cerphus carbo</i>	43860	M	690,0	74,6	8,4	3,8	20,8	11,9	63,2	8,3	8,8	5,2	-	-	-	-	42,9	9,1	33,8	9,9
<i>Brachyramphus narmoratus</i>	44434	H	258,0	52,4	5,7	2,5	26,6	7,1	40,9	6,3	6,0	4,1	1,4	10,4	39,6	2,4	28,2	7,2	21,3	7,7
<i>Brachyramphus narmoratus</i>	44435	H	242,0	52,2	5,0	2,3	23,3	6,4	40,5	5,9	5,5	3,7	1,3	7,7	39,0	2,2	27,4	7,3	2,6	7,2
<i>Brachyramphus narmoratus</i>	79447	M	258,0	47,5	5,1	2,2	23,8	5,9	35,8	5,6	5,4	3,1	1,2	7,7	34,9	2,1	24,9	6,5	18,4	6,8
<i>Himantopus himantopus</i>	56452	H	185,0	55,1	8,3	3,5	14,3	7,6	60,4	5,4	5,9	3,1	2,7	19,5	57,7	2,2	33,7	6,7	27,2	7,7
<i>Himantopus himantopus</i>	56631	M	221,0	59,7	9,2	3,7	15,3	9,1	65,8	5,9	6,2	3,4	2,7	14,1	62,6	2,2	37,1	6,9	3,2	8,3
<i>Himantopus himantopus</i>	56863	H	198,0	58,3	8,8	3,8	15,6	8,2	63,0	5,8	6,4	3,1	2,9	16,3	60,3	2,2	35,6	7,0	28,6	8,4
<i>Himantopus himantopus</i>	60150	H	150,0	58,2	9,2	3,6	14,9	8,8	64,3	5,8	6,2	3,0	3,0	17,3	61,3	2,0	34,7	6,9	27,8	8,6
<i>Vanellus vanellus</i>	47182	H	186,0	58,9	10,0	4,2	16,0	7,8	68,1	6,6	7,1	3,3	3,5	25,7	65,0	2,2	35,5	6,8	28,6	9,1
<i>Vanellus vanellus</i>	56902	M	197,0	59,9	9,9	4,1	16,7	8,9	72,6	6,5	6,9	3,3	3,5	18,8	69,3	2,2	37,8	7,6	3,2	9,3

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCII	H _{lim} -dMCIII	LDI	LDI ₁	LDI ₂	LF	dfln	dflap	LT	LTMIT	L _{al}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Chlidonias niger</i>	56905	3,0	3,3	4,0	1,5	2,5	8,2	13,0	14,3	18,2	1,5	1,6	33,5	17,3	29,2	204,8	-	-	-	-
<i>Chlidonias niger</i>	56906	2,8	3,7	4,1	1,5	2,6	-	13,0	-	18,7	1,5	1,6	33,3	16,3	28,6	203,6	79,1	271,2	617,0	161,3
<i>Rynchops niger</i>	36014	4,0	6,9	6,5	2,8	3,7	11,9	23,2	24,7	33,7	2,7	3,0	57,6	31,7	-	-	-	-	-	-
<i>Rynchops niger</i>	45694	4,2	7,6	7,4	3,3	4,4	14,0	27,7	29,5	37,0	3,2	3,5	65,5	35,3	53,5	-	-	-	-	-
<i>Rynchops niger</i>	45695	4,2	6,5	6,3	3,0	3,3	13,1	24,4	25,1	34,3	2,8	3,0	58,6	33,6	46,7	345,2	107,3	435,6	-	380,1
<i>Stercorarius pomarinus</i>	49162	5,3	7,9	7,7	3,6	4,1	16,4	29,6	24,4	44,8	4,2	4,5	76,5	52,8	62,6	342,5	-	-	-	-
<i>Stercorarius pomarinus</i>	49165	5,4	7,8	7,0	3,1	3,9	15,8	26,7	23,1	46,0	3,9	4,3	82,5	53,3	59,9	320,1	-	-	-	-
<i>Stercorarius pomarinus</i>	49166	5,9	7,5	7,3	3,2	4,1	15,9	25,6	-	46,6	4,2	4,3	84,7	56,5	-	345,1	169,5	488,9	-	595,6
<i>Uria lomvia</i>	80877	3,7	7,4	-	3,3	-	16,7	26,6	28,7	46,2	4,1	4,1	81,4	54,2	-	357,8	158,7	479,0	1180,0	605,7
<i>Uria aadge</i>	79468	3,6	6,8	6,7	2,9	3,8	18,0	18,5	22,0	47,5	3,8	5,0	91,5	39,7	34,6	224,6	95,3	302,8	795,0	268,4
<i>Fratercula cirrhata</i>	43839	3,5	6,4	6,5	3,0	3,5	17,0	-	20,5	-	-	-	78,6	36,0	36,8	203,9	104,1	257,2	-	220,1
<i>Fratercula cirrhata</i>	44412	2,9	7,5	6,6	3,2	3,4	17,7	20,1	21,5	49,7	3,5	3,9	84,0	36,4	36,6	201,8	-	-	-	-
<i>Cerphus carbo</i>	43843	2,7	7,3	6,6	2,8	3,8	17,8	16,9	20,0	43,9	3,8	3,5	80,7	38,3	42,6	192,8	-	-	-	-
<i>Cerphus carbo</i>	43859	3,2	6,6	6,6	3,1	3,5	17,4	17,8	20,5	43,3	4,0	3,6	78,2	36,8	37,9	194,3	104,9	248,0	-	215,6
<i>Brachyramphus narmoratus</i>	44434	3,3	6,6	6,1	2,6	3,5	17,5	18,0	19,8	43,4	3,6	3,4	80,7	38,2	37,4	179,4	98,7	243,7	-	198,3
<i>Brachyramphus narmoratus</i>	44435	2,5	4,7	4,5	2,2	2,3	11,6	12,7	13,6	25,2	2,3	2,2	44,9	16,6	23,8	129,2	-	-	-	-
<i>Brachyramphus narmoratus</i>	79447	2,2	4,6	4,4	1,9	2,5	10,6	11,8	12,8	-	-	-	-	16,1	24,8	123,4	50,8	168,4	439,0	74,9
<i>Himantopus himantopus</i>	56452	3,0	4,7	4,4	2,2	2,2	9,0	14,7	15,0	33,5	2,8	2,7	120,1	112,9	38,8	224,8	94,3	291,8	710,0	223,9
<i>Himantopus himantopus</i>	56631	3,4	5,0	5,1	2,5	2,5	8,9	15,7	16,8	36,6	3,1	3,3	-	135,5	40,8	240,2	-	-	-	-
<i>Himantopus himantopus</i>	56863	3,5	4,9	4,7	2,2	2,5	9,7	15,2	16,9	34,0	2,7	2,8	131,1	120,2	41,3	227,7	102,5	304,0	735,0	229,0
<i>Himantopus himantopus</i>	60150	3,7	4,9	4,6	2,3	2,4	8,7	15,0	15,8	33,8	2,5	2,7	128,7	118,9	39,9	211,6	103,7	269,2	673,0	202,0
<i>Vanellus vanellus</i>	47182	3,3	5,8	5,8	2,2	3,6	8,3	13,8	12,5	36,9	2,9	3,1	-	48,2	40,6	220,5	-	-	-	-
<i>Vanellus vanellus</i>	56902	3,3	5,9	5,7	2,2	3,6	8,2	14,2	13,5	36,1	3,0	3,1	68,3	47,6	45,9	229,8	116,2	314,4	755,0	398,9

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcsp	Lcb	LU	epU	edU	uHm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Vanellus vanellus</i>	58086	M	2100	59,5	9,8	4,2	15,6	8,9	70,4	6,5	7,4	3,2	16,2	67,7	2,4	37,9	7,9	3,5	9,5
<i>Vanellus vanellus</i>	59865	H	2010	58,6	10,0	4,2	17,2	8,9	68,8	6,6	7,0	3,7	23,9	65,4	2,2	35,4	7,8	27,6	9,3
<i>Pluvialis squatarola</i>	33473	H	187,6	54,5	7,9	3,4	13,6	8,2	57,3	5,8	6,2	3,1	2,5	18,4	1,9	30,8	5,9	24,9	7,8
<i>Pluvialis squatarola</i>	38989	M	199,0	52,6	7,7	3,6	13,0	6,8	54,6	5,6	6,3	3,3	2,5	14,1	1,9	31,0	6,2	24,8	8,1
<i>Pluvialis squatarola</i>	38990	M	191,7	52,4	8,1	3,6	12,5	7,9	55,5	6,1	6,2	3,4	3,1	12,7	2,1	31,6	6,4	25,2	8,3
<i>Pluvialis squatarola</i>	38992	M	188,7	52,4	7,8	3,8	12,2	7,8	-	5,5	-	3,3	-	52,5	2,0	30,1	6,3	23,8	7,7
<i>Charadrius dubius</i>	56829	H	38,6	28,4	4,5	1,7	6,9	4,1	31,1	3,2	3,3	1,5	2,1	29,6	0,9	17,3	3,7	13,6	4,3
<i>Charadrius dubius</i>	56903	M	34,5	27,6	4,5	1,7	7,3	3,9	31,4	2,9	3,1	1,6	1,6	29,9	0,9	17,9	3,9	14,0	4,5
<i>Charadrius dubius</i>	56904	H	36,0	27,9	4,2	1,9	7,3	4,1	31,5	3,0	3,1	1,6	1,5	30,0	1,0	17,6	3,9	13,7	4,4
<i>Scolopax rusticola</i>	47280	M	284,0	-	10,0	4,6	12,1	7,8	-	-	6,6	3,6	-	-	2,0	37,8	7,8	30,0	9,0
<i>Scolopax rusticola</i>	47281	M	304,0	53,7	9,5	4,1	12,3	9,1	60,6	6,7	6,6	3,4	3,7	17,0	1,8	-	-	-	9,0
<i>Scolopax minor</i>	36977	M	177,0	42,3	7,7	3,0	9,9	5,7	47,1	4,8	4,6	2,3	2,6	46,3	1,4	36,2	6,5	29,7	6,6
<i>Scolopax minor</i>	55189	M	153,0	40,8	7,4	3,0	9,9	6,4	45,7	4,8	4,6	2,2	2,6	42,0	1,4	34,2	6,3	27,9	6,7
<i>Scolopax minor</i>	57803	H	162,0	44,9	7,6	3,5	9,2	6,2	51,0	5,0	5,0	2,5	2,6	46,9	1,5	37,2	6,8	3,3	6,9
<i>Scolopax minor</i>	65736	H	140,0	44,1	7,9	2,6	9,5	6,7	-	4,7	-	2,2	-	46,6	1,3	36,2	6,7	29,5	-
<i>Limosa limosa</i>	46878	M	159,0	53,5	7,9	3,4	12,2	6,4	-	-	5,5	2,8	-	56,7	1,7	31,0	6,6	24,5	7,5
<i>Limosa limosa</i>	46883	M	159,0	53,9	8,5	3,8	11,7	6,7	58,5	5,5	6,0	3,0	2,2	55,6	1,8	31,9	6,7	25,2	7,8
<i>Limosa limosa</i>	47055	H	197,0	58,4	8,8	3,7	14,1	8,1	63,6	6,0	6,2	3,0	2,1	60,8	1,9	34,2	6,7	27,4	8,3
<i>Tringa glareola</i>	56457	H	70,0	33,8	5,4	2,5	7,3	4,5	36,7	3,7	4,1	2,1	1,6	35,0	1,2	21,9	4,7	17,3	5,4
<i>Tringa glareola</i>	56514	M	56,2	32,9	5,0	2,1	6,8	4,2	35,8	3,3	3,7	1,8	-	34,3	1,1	21,0	4,3	16,7	5,0
<i>Tringa glareola</i>	56515	H	87,9	34,7	5,7	2,4	6,9	4,9	37,9	3,7	4,1	2,1	1,9	35,7	1,1	22,3	4,6	17,7	5,7
<i>Tringa glareola</i>	56947	M	59,0	33,2	5,1	2,4	6,6	4,9	36,5	3,5	3,9	1,9	1,5	34,5	1,0	22,0	5,0	17,0	5,4
<i>Numenius madagascariensis</i>	46885	M	632,0	99,6	13,5	6,0	22,4	14,8	111,4	9,3	9,7	4,6	4,8	106,5	3,1	54,4	11,1	43,3	12,7
<i>Numenius madagascariensis</i>	46886	M	678,0	95,6	13,5	6,0	22,7	14,9	109,0	8,6	9,4	4,4	-	-	-	52,4	10,5	41,9	12,4
<i>Numenius madagascariensis</i>	47056	H	800,0	104,5	14,2	6,0	24,0	13,2	119,5	9,4	10,0	4,8	5,1	114,9	3,0	58,9	11,6	47,3	13,0

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCI	H _{max} cm	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dflm	dflap	LT	LTNT	L _{at}	C _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Vanellus vanellus</i>	58086	3,7	5,7	5,8	2,3	3,5	8,8	14,2	13,9	37,4	2,8	2,8	70,9	50,9	-	234,7	122,4	293,2	742,0	364,9
<i>Vanellus vanellus</i>	59865	3,5	5,8	5,6	2,4	3,2	-	14,0	-	35,0	2,7	2,8	65,4	46,4	-	209,9	119,0	281,7	713,0	310,7
<i>Pluvialis squatarola</i>	33473	2,8	5,0	4,5	2,1	2,4	-	-	-	38,1	2,6	2,9	74,3	49,8	-	179,6	-	-	-	-
<i>Pluvialis squatarola</i>	38989	3,1	5,0	4,6	2,3	2,3	7,7	13,1	-	36,9	2,8	2,9	-	46,8	33,6	190,1	-	-	-	-
<i>Pluvialis squatarola</i>	38990	3,4	4,9	4,8	2,1	2,7	8,8	13,0	14,2	37,0	2,8	2,8	71,0	46,6	-	-	-	-	-	-
<i>Pluvialis squatarola</i>	38992	3,0	4,7	4,6	2,2	2,4	7,6	13,9	-	35,8	2,7	2,7	68,4	46,2	33,3	193,7	-	-	-	-
<i>Charadrius dubius</i>	56829	1,7	2,6	2,4	1,1	1,3	4,5	7,3	7,4	19,3	1,2	1,3	-	23,6	-	-	-	-	-	-
<i>Charadrius dubius</i>	56903	1,6	2,9	2,6	1,1	1,5	4,5	7,6	7,3	-	-	-	38,2	25,2	18,8	121,1	52,4	158,3	358,0	67,1
<i>Charadrius dubius</i>	56904	1,8	2,6	2,3	0,8	1,5	4,3	7,5	7,3	18,9	1,5	1,4	36,0	23,8	18,6	117,7	54,1	151,7	360,0	59,2
<i>Scolopax rusticola</i>	47280	3,3	5,7	5,4	2,4	3,3	10,2	-	-	45,7	3,7	3,6	66,4	38,8	57,0	197,9	130,3	258,9	-	251,7
<i>Scolopax rusticola</i>	47281	3,8	5,2	-	2,3	-	10,4	-	-	43,0	3,5	3,3	64,3	38,3	-	194,9	135,2	262,5	-	262,0
<i>Scolopax minor</i>	36977	2,8	3,8	3,7	1,5	2,2	-	9,1	-	35,6	2,5	2,6	52,5	31,5	43,7	125,4	-	-	-	-
<i>Scolopax minor</i>	55189	2,5	4,2	3,6	1,4	2,3	8,1	8,8	8,8	35,4	2,8	2,7	51,8	31,2	40,8	123,5	-	-	-	-
<i>Scolopax minor</i>	57803	2,8	4,1	3,9	1,6	2,3	9,6	9,5	9,7	39,4	3,1	3,1	58,3	35,0	44,5	141,9	102,7	211,0	501,0	184,7
<i>Scolopax minor</i>	65736	-	-	3,5	1,3	2,2	8,8	-	9,4	36,2	2,7	2,5	52,9	31,6	47,2	138,7	-	-	-	-
<i>Limosa limosa</i>	46878	3,1	4,3	4,4	2,1	2,4	8,2	13,1	-	35,3	2,8	2,7	77,2	59,0	33,2	188,7	-	240,2	-	161,9
<i>Limosa limosa</i>	47055	3,4	4,9	4,6	2,2	2,4	8,7	13,5	14,5	37,7	3,0	3,1	84,3	65,1	35,4	191,6	-	-	-	-
<i>Tringa glareola</i>	56457	2,3	3,1	3,3	1,3	1,9	6,0	8,6	9,8	25,0	1,7	1,6	53,0	40,6	-	132,2	-	-	-	-
<i>Tringa glareola</i>	56514	2,2	2,8	2,9	1,3	1,6	6,0	8,9	9,2	24,6	1,7	1,8	51,5	36,1	23,8	122,2	60,4	166,3	-	80,0
<i>Tringa glareola</i>	56515	2,1	3,6	3,1	1,3	1,8	-	9,5	9,5	25,7	1,9	2,0	52,2	39,7	23,7	133,0	64,8	167,7	-	87,2
<i>Tringa glareola</i>	56947	2,0	3,4	2,9	1,3	1,6	5,9	9,1	9,7	24,8	1,8	1,8	52,1	38,4	-	127,0	70,7	169,2	410,0	84,6
<i>Numenius madagascariensis</i>	46885	5,2	7,5	6,5	3,0	3,5	13,3	-	-	58,9	4,6	4,6	115,9	90,7	53,2	304,5	146,3	435,0	-	433,9
<i>Numenius madagascariensis</i>	46886	4,5	7,8	6,3	2,9	3,3	14,1	21,7	21,7	59,1	4,4	4,7	116,9	89,8	58,4	300,3	-	-	-	-
<i>Numenius madagascariensis</i>	47056	5,1	7,9	6,5	3,2	3,3	14,5	22,7	-	63,2	4,6	4,8	123,9	96,7	61,4	326,7	126,3	448,8	-	462,5

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Leb	LU	epU	edU	au	Ukm	Ucm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Numenius madagascariensis</i>	47183	H	6800	105.1	14.2	5.8	24.8	16.2	116.9	9.8	10.3	4.5	6.1	34.2	112.1	3.1	57.8	11.5	46.3	13.1
<i>Callidris minuta</i>	MNCN 18822	H	20.0	24.0	3.7	1.7	5.0	3.8	25.5	2.7	2.4	1.7	1.2	6.0	24.0	0.8	14.8	-	-	4.9
<i>Callidris minuta</i>	MNCN 18825	-	14.0	23.4	3.8	1.6	4.8	4.0	25.2	2.3	2.9	1.7	1.1	4.1	24.2	0.7	15.0	3.2	11.8	3.6
<i>Callidris minuta</i>	MNCN 18843	H	26.0	23.6	3.6	1.6	5.0	4.4	25.3	2.5	2.7	1.5	1.2	4.9	24.0	0.6	15.3	3.1	12.2	3.7
<i>Actitis hypoleucos</i>	MNCN 18832	H	50.0	27.2	4.6	1.9	5.6	4.2	29.4	2.8	3.2	1.7	1.2	5.6	27.6	1.0	17.9	4.0	13.9	4.4
<i>Actitis hypoleucos</i>	MNCN 18836	H	52.0	26.4	4.5	2.1	5.9	4.2	29.4	3.3	3.4	1.8	1.7	8.7	26.5	0.9	16.7	4.0	12.7	4.7
<i>Pandion haliaetus</i>	63002	H	1550.0	147.7	24.5	9.8	52.2	19.6	185.3	14.1	14.3	7.9	6.8	57.1	179.2	4.3	85.7	16.6	69.1	18.6
<i>Pandion haliaetus</i>	73955	M	1021.0	135.1	21.5	9.6	47.6	17.2	173.0	13.1	12.8	6.3	-	-	-	3.9	82.5	16.7	65.9	17.5
<i>Pandion haliaetus</i>	79102	M	1050.0	137.9	22.3	9.6	51.7	15.5	178.1	12.7	13.2	7.0	-	-	170.8	4.6	83.8	15.5	68.3	17.7
<i>Pandion haliaetus</i>	89927	M	1307.0	139.9	22.7	9.7	50.0	16.0	177.9	13.1	13.4	7.1	5.9	55.4	171.1	4.5	83.2	15.5	67.7	17.7
<i>Aquila chrysaetos</i>	59391	M	4000.0	179.3	32.2	13.5	63.4	26.7	206.4	18.4	17.6	10.1	6.7	66.4	195.0	6.8	98.4	17.9	8.5	25.1
<i>Aquila chrysaetos</i>	59392	M	3600.0	177.3	31.1	12.5	61.3	25.8	207.8	18.4	16.7	9.9	5.6	58.5	196.4	5.4	96.6	18.9	77.7	24.8
<i>Aquila chrysaetos</i>	59393	M	3290.0	180.0	30.6	13.0	63.6	27.9	207.9	17.7	17.2	9.8	7.7	61.7	196.9	6.0	96.8	18.0	78.9	24.2
<i>Buteo jamaicensis</i>	63356	H	4880.0	191.6	34.0	13.8	67.0	32.3	219.2	20.0	18.7	10.7	7.8	64.8	207.9	7.4	102.5	19.9	82.6	27.5
<i>Buteo jamaicensis</i>	69545	H	1140.0	113.1	20.5	8.1	37.8	18.8	130.6	12.0	11.4	6.5	5.6	40.2	95.5	3.8	64.0	12.7	51.3	16.2
<i>Buteo jamaicensis</i>	69579	H	1304.0	117.0	20.3	8.7	39.3	19.1	109.5	12.1	11.5	6.6	5.4	45.8	101.7	3.4	66.6	13.0	53.5	16.7
<i>Buteo jamaicensis</i>	84262	M	1060.0	104.5	18.4	7.5	37.9	16.6	-	10.5	8.9	5.9	-	-	118.4	3.2	61.2	11.9	49.3	15.2
<i>Accipiter gentilis</i>	64855	H	1100.0	97.2	17.6	7.4	34.8	15.8	109.6	11.2	10.2	6.0	-	-	-	-	57.7	9.9	47.8	14.5
<i>Accipiter gentilis</i>	80189	M	7680	95.7	17.5	7.5	30.6	14.6	107.1	10.8	9.6	5.7	4.6	30.6	98.6	3.6	56.9	9.7	47.2	14.1
<i>Accipiter virgatus</i>	59708	M	1200	43.1	8.1	3.4	13.3	6.0	52.6	5.2	4.7	2.6	2.6	16.7	48.6	1.3	26.3	-	-	6.6
<i>Accipiter virgatus</i>	59781	M	1060	43.4	8.3	3.4	13.7	7.3	53.4	5.3	4.8	2.7	2.7	17.9	49.9	1.2	26.2	4.7	21.5	7.2
<i>Accipiter virgatus</i>	59884	M	107.0	41.3	8.5	3.4	12.8	6.0	50.2	5.0	4.7	2.6	2.5	16.6	46.8	1.2	24.9	5.1	19.8	7.0
<i>Accipiter virgatus</i>	59915	M	96.1	42.4	8.5	3.3	13.4	6.7	51.6	5.3	4.6	2.8	3.0	15.7	47.9	1.3	25.6	5.0	2.6	7.3
<i>Circus aeruginosus</i>	56450	M	540.0	100.0	15.8	7.0	32.3	15.2	118.4	9.4	9.3	5.2	-	-	111.7	2.9	59.1	9.4	49.7	13.8
<i>Circus aeruginosus</i>	56456	M	560.0	101.5	15.5	6.7	35.1	16.1	119.1	9.7	9.0	5.0	3.4	34.3	112.9	2.9	62.1	10.3	51.8	13.7

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dHMCII	H _{max} III	LDI	LDII	LDII ₂	LF	dHML	dHap	LT	LTMT	L ₄₀	C _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Numenius madagascariensis</i>	47183	5.3	7.8	6.5	3.1	3.4	14.9	24.5	24.9	63.7	4.4	4.8	119.9	90.9	-	320.7	170.9	451.7	-	518.0
<i>Callidris minuta</i>	MNCN 18822	1.8	3.6	2.0	1.1	1.4	4.0	6.6	7.2	17.5	1.3	1.4	35.5	20.5	-	-	-	-	-	-
<i>Callidris minuta</i>	MNCN 18825	1.3	2.3	2.0	0.8	1.2	-	7.2	7.4	15.9	1.2	1.3	35.6	21.8	-	-	-	-	-	-
<i>Callidris minuta</i>	MNCN 18843	1.3	2.4	2.0	0.9	1.1	4.0	6.6	7.4	16.8	1.1	1.2	33.6	21.1	-	-	-	-	-	-
<i>Actitis hypoleucos</i>	MNCN 18832	1.7	2.7	2.4	0.9	1.4	5.4	7.8	7.5	22.5	1.5	1.5	39.3	24.3	-	-	-	-	-	-
<i>Actitis hypoleucos</i>	MNCN 18836	2.0	2.7	2.6	1.0	1.6	4.8	7.1	7.8	22.6	-	-	38.0	23.8	-	-	-	-	-	-
<i>Pandion haliaetus</i>	63002	7.9	1.7	10.4	5.0	5.4	-	38.9	-	79.2	7.6	7.4	128.5	54.1	101.9	466.6	223.9	679.8	-	1227.9
<i>Pandion haliaetus</i>	73955	7.6	9.9	9.5	4.7	4.8	26.3	36.5	30.4	74.1	6.8	6.0	119.5	49.8	95.9	474.0	226.1	656.8	-	1087.1
<i>Pandion haliaetus</i>	79102	7.2	1.6	10.0	4.7	5.3	27.2	37.9	31.5	74.1	7.1	6.8	121.0	49.8	90.9	449.6	230.0	663.1	1560.0	1140.9
<i>Aquila chrysaetos</i>	89927	10.7	14.4	16.5	6.6	10.0	-	33.0	25.0	119.9	12.4	12.2	122.3	50.7	101.7	488.3	238.9	682.0	1660.0	1264.7
<i>Aquila chrysaetos</i>	59391	10.8	14.2	15.9	6.3	9.5	31.4	32.9	24.9	123.7	12.0	11.7	163.9	101.1	169.3	546.3	356.4	783.0	-	2388.8
<i>Aquila chrysaetos</i>	59393	10.1	14.8	15.8	6.2	9.6	30.5	31.6	26.2	120.5	12.3	11.8	164.1	99.3	177.5	549.6	360.0	804.6	-	2361.7
<i>Aquila chrysaetos</i>	63356	11.1	16.4	17.2	6.5	1.7	34.4	36.3	26.0	128.4	14.0	13.1	166.8	101.1	171.9	533.8	370.1	702.8	-	2020.6
<i>Buteo jamaicensis</i>	69545	7.0	9.2	10.1	4.3	5.9	20.3	24.0	17.7	84.3	7.1	7.4	115.2	85.7	111.4	403.1	226.7	545.7	1026.0	1106.2
<i>Buteo jamaicensis</i>	69579	7.3	9.3	10.8	4.6	6.2	20.7	24.7	16.2	87.0	7.9	7.9	118.2	90.0	124.2	417.4	254.0	552.9	1342.0	1197.7
<i>Buteo jamaicensis</i>	84262	6.6	8.5	8.6	3.8	4.8	19.5	22.2	14.8	79.4	7.0	7.2	111.3	85.2	-	-	-	-	-	-
<i>Buteo jamaicensis</i>	64855	6.3	8.2	8.8	3.5	5.3	18.8	19.6	13.5	82.9	7.2	6.8	113.7	81.5	-	323.5	211.7	416.4	1125.0	722.8
<i>Accipiter gentilis</i>	80189	6.4	7.7	8.4	3.8	4.6	18.1	19.2	13.2	80.1	6.8	6.6	104.4	76.1	123.4	326.0	187.4	409.4	1060.0	674.6
<i>Accipiter virgatus</i>	59708	3.2	3.4	4.3	1.5	2.7	9.0	9.8	7.0	38.3	3.0	2.8	55.3	47.0	60.9	166.5	96.7	211.7	540.0	181.0
<i>Accipiter virgatus</i>	59781	3.3	3.9	4.4	1.6	2.8	-	9.6	7.0	39.7	3.2	3.0	54.7	48.2	57.6	165.5	101.1	210.6	550.0	180.8
<i>Accipiter virgatus</i>	59884	2.9	4.5	4.3	1.7	2.6	8.5	9.4	6.7	37.3	3.0	2.7	52.2	46.5	60.9	154.0	95.1	204.0	530.0	177.2
<i>Accipiter virgatus</i>	59915	3.3	4.2	4.8	1.9	2.9	8.5	9.4	6.7	37.4	3.1	3.0	53.6	47.7	59.3	162.3	107.9	202.1	535.0	172.1
<i>Circus aeruginosus</i>	56450	6.0	7.8	7.8	3.3	4.4	15.9	24.1	17.9	66.7	5.7	5.5	103.5	-	103.9	371.5	193.5	495.8	1195.0	808.3
<i>Circus aeruginosus</i>	56456	6.5	7.3	7.8	3.0	4.8	18.5	24.7	18.3	68.9	5.5	5.3	102.9	82.6	111.7	395.5	194.0	503.4	1054.0	775.4

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	atH	Lcdp	Leb	LU	epU	edU	atU	UHm	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Circus aeruginosus</i>	56488	M	545.0	101.4	16.4	7.2	34.5	16.7	121.6	10.5	9.7	5.4	3.4	36.5	114.8	3.5	61.0	10.2	5.8	14.1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	33937	Unk	4430.0	202.3	33.4	14.3	71.8	31.8	225.3	19.7	18.7	9.8	7.4	73.3	223.0	5.2	109.1	19.5	89.6	25.4
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	65201	H	5430.0	202.4	35.1	14.9	67.2	32.7	222.4	19.4	18.4	10.2	8.5	64.0	219.3	6.4	106.0	20.1	85.9	26.2
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	81884	H	3280.0	201.6	33.7	13.9	70.6	32.1	234.2	18.8	18.4	9.5	6.3	64.0	224.1	5.1	101.4	20.9	8.5	25.0
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	58751	M	605.0	102.2	16.0	6.9	34.6	15.0	117.3	10.4	9.0	5.6	4.7	36.2	111.9	2.4	54.6	11.3	43.4	14.1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	73850	H	6120.0	110.2	16.7	7.1	37.0	14.4	128.9	10.0	10.1	5.8	4.6	36.8	122.9	3.4	59.5	11.6	47.9	14.1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	76196	M	518.0	105.3	16.0	6.6	35.9	14.0	125.4	9.6	9.8	5.4	3.9	44.6	120.8	2.9	58.8	10.9	47.9	13.3
<i>Cathartes aura</i>	81580	M	1775.0	146.3	28.1	11.7	59.4	19.3	174.6	16.8	16.7	8.8	6.8	55.9	165.3	6.1	81.2	19.2	62.6	22.9
<i>Cathartes aura</i>	84397	M	1660.0	144.7	28.0	12.5	57.7	18.5	172.5	16.8	16.1	9.4	6.5	54.7	163.8	6.1	80.2	20.0	6.2	21.8
<i>Tyto alba</i>	66222	H	415.6	96.2	15.2	5.8	30.6	12.6	110.6	9.1	7.8	4.5	4.1	21.6	105.0	2.7	49.3	9.6	39.7	10.9
<i>Tyto alba</i>	66223	M	324.4	97.1	14.7	5.8	29.4	13.4	111.5	8.4	7.5	4.4	3.6	22.5	107.5	2.5	50.1	10.2	39.8	10.7
<i>Tyto alba</i>	78855	H	502.1	100.2	15.3	6.1	29.4	13.3	112.2	8.8	8.2	4.7	3.8	28.7	107.6	2.8	51.8	9.6	42.2	11.1
<i>Tyto alba</i>	79064	Unk	400.0	96.8	14.9	6.0	28.5	13.6	111.9	8.4	7.9	4.5	3.5	24.3	107.3	2.9	51.7	9.4	42.2	10.5
<i>Bubo virginianus</i>	72511	H	832.0	132.9	21.5	8.2	41.4	16.8	142.2	11.9	11.6	6.8	7.8	41.6	143.9	4.6	66.1	13.4	52.6	14.4
<i>Bubo virginianus</i>	76759	H	1224.0	140.8	23.4	8.8	43.2	18.8	157.8	12.9	12.6	6.9	8.0	47.9	151.2	4.9	68.5	14.1	54.4	15.4
<i>Bubo virginianus</i>	84417	M	1044.0	126.0	21.2	7.9	38.5	16.4	142.4	12.1	11.4	6.4	7.2	35.6	109.5	4.4	62.3	12.3	50.0	13.7
<i>Nyctea scandiaca</i>	76751	H	1511.0	158.9	25.0	10.1	50.7	18.6	180.3	13.7	13.7	8.2	8.2	52.1	173.7	5.8	83.3	15.7	67.7	17.8
<i>Nyctea scandiaca</i>	79185	H	1649.0	162.8	25.5	9.9	52.9	23.2	183.2	14.2	14.2	8.0	10.0	58.9	175.3	5.8	85.9	16.4	69.5	17.7
<i>Strix occidentalis</i>	47929	H	5500	100.2	17.9	7.0	32.6	13.6	111.3	9.2	9.4	5.4	5.5	29.8	106.4	3.5	49.2	10.6	38.5	12.5
<i>Strix occidentalis</i>	47930	M	419.0	97.8	16.9	6.1	31.0	11.9	107.3	8.6	8.9	4.9	5.3	29.5	102.2	3.1	48.0	9.9	38.1	11.5
<i>Asio otus</i>	56705	H	367.0	83.7	13.0	5.2	27.1	11.3	94.6	7.1	7.0	3.9	3.9	24.1	91.2	2.3	44.4	8.8	35.6	9.3
<i>Asio otus</i>	56706	M	307.0	75.4	12.1	4.9	24.4	9.5	-	6.7	6.8	-	-	-	82.4	2.3	39.1	8.0	31.2	8.9
<i>Asio otus</i>	59694	H	340.0	80.5	12.6	5.1	24.7	11.1	90.5	7.2	7.1	4.2	-	-	86.8	2.4	42.1	-	-	9.1
<i>Asio otus</i>	85097	H	277.0	81.0	12.6	5.2	24.6	10.5	91.4	7.1	7.2	4.0	5.0	25.8	87.3	2.2	40.7	7.7	33.8	8.6
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	57397	H	500.0	85.1	15.3	5.6	27.0	10.8	97.4	9.1	8.7	4.5	5.0	26.8	92.4	3.1	44.7	9.0	35.7	10.7

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCI	H _{max} -dMCI	LDI	LDI ₁	LDI ₂	LF	dFml	dFap	LT	LTMT	L _{al}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Circus aeruginosus</i>	56488	6.8	7.3	8.6	3.1	5.5	17.6	23.1	17.5	69.3	6.1	6.2	104.4	82.2	100.4	366.7	182.4	466.7	1232.0	694.0
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	33937	10.6	14.8	16.0	6.8	9.2	33.5	41.3	-	114.0	12.0	11.2	153.2	86.3	-	-	-	-	-	-
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	65201	10.4	15.8	16.6	6.5	1.4	33.4	40.3	28.6	114.9	13.2	12.0	155.1	89.4	-	-	-	-	-	-
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	81884	9.6	15.4	15.0	6.6	8.5	32.9	40.9	26.8	117.0	11.7	11.3	154.1	89.1	-	-	-	-	-	-
<i>Haliaeetus indus</i>	58751	5.7	8.4	9.1	3.3	5.8	18.9	21.6	17.0	61.6	5.8	5.7	86.7	56.5	91.8	368.7	218.4	474.4	1179.0	820.8
<i>Haliaeetus indus</i>	73850	6.2	7.9	9.0	3.8	5.2	19.2	23.6	17.6	61.0	5.7	5.7	83.0	55.9	111.7	413.1	212.7	567.4	1315.0	1100.7
<i>Haliaeetus indus</i>	76196	5.7	7.6	8.8	3.6	5.2	17.8	23.2	16.6	59.3	5.3	5.2	80.8	52.6	96.5	394.3	214.9	540.4	1175.0	965.4
<i>Cathartes aura</i>	81580	10.2	12.7	15.1	7.2	7.9	26.0	34.4	30.5	69.3	8.6	8.5	117.6	62.5	135.6	525.2	290.9	703.8	1710.0	1753.9
<i>Cathartes aura</i>	84397	9.3	12.5	15.1	7.1	8.5	26.0	33.7	29.2	66.9	8.8	9.6	115.2	63.5	138.1	515.3	284.4	725.6	1680.0	1777.7
<i>Tyto alba</i>	66222	4.9	6.3	7.3	2.5	4.8	16.1	19.6	20.3	59.7	4.7	4.5	104.0	70.9	80.8	297.8	151.9	418.3	1046.0	557.5
<i>Tyto alba</i>	66223	4.5	6.2	7.9	2.4	5.4	15.6	19.8	20.2	59.4	4.5	4.5	103.9	75.0	-	-	-	-	-	-
<i>Tyto alba</i>	78855	4.9	6.2	7.4	2.9	4.4	15.9	21.7	20.4	60.3	5.1	5.1	103.9	75.0	-	-	-	-	-	-
<i>Tyto alba</i>	79064	4.7	5.8	7.1	2.6	4.6	14.4	20.2	20.9	58.1	4.7	4.4	101.7	74.4	-	-	-	-	-	-
<i>Bubo virginianus</i>	72511	5.1	9.3	10.3	3.8	6.5	19.7	26.0	20.3	81.3	7.5	7.2	122.8	60.4	103.1	383.6	234.0	550.0	1342.0	1168.3
<i>Bubo virginianus</i>	76759	6.0	9.4	11.0	4.3	6.6	21.4	27.2	21.9	88.0	8.0	7.7	127.8	64.4	-	-	-	-	-	-
<i>Bubo virginianus</i>	84417	5.4	8.3	10.1	3.8	6.3	19.6	24.1	20.3	88.0	7.1	6.4	117.0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nyctea scandiaca</i>	76751	6.3	11.5	12.0	5.1	6.8	24.6	34.6	26.6	89.7	8.1	8.0	121.8	55.0	119.7	439.7	279.5	637.5	1580.0	1429.9
<i>Nyctea scandiaca</i>	79185	6.9	1.9	12.5	5.1	7.4	26.2	33.7	27.7	92.5	8.1	8.0	120.7	55.1	-	-	-	-	-	-
<i>Strix occidentalis</i>	47929	4.8	7.7	9.0	3.3	5.8	16.6	21.1	-	67.9	5.2	5.2	97.1	54.9	-	-	-	-	-	-
<i>Strix occidentalis</i>	47930	4.0	7.5	8.8	2.9	5.9	15.7	19.9	-	66.4	5.0	4.8	93.6	55.4	88.2	309.0	213.6	409.1	-	809.9
<i>Asio otus</i>	56705	3.9	5.4	7.2	2.4	4.8	14.5	20.2	17.1	54.6	3.8	3.7	80.7	41.6	-	-	-	-	-	-
<i>Asio otus</i>	56706	3.6	5.3	6.6	2.3	4.3	11.8	17.4	14.6	51.0	3.7	3.7	75.3	37.5	-	-	-	-	-	-
<i>Asio otus</i>	59694	3.5	5.6	-	2.5	-	13.9	18.7	17.3	54.4	3.9	4.0	79.9	41.3	78.4	299.4	175.3	403.8	975.0	582.1
<i>Asio otus</i>	85097	3.3	5.3	7.2	2.4	4.8	11.7	18.0	15.1	52.3	3.7	3.6	77.7	41.6	73.2	296.9	162.7	401.7	955.0	561.7
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	57397	3.8	6.9	7.6	3.0	4.6	14.8	19.3	14.9	52.7	4.9	4.4	87.3	38.1	73.7	267.1	176.6	336.0	904.0	476.7

431

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHkm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	62832	H	305.0	68.6	12.0	4.3	22.2	8.0	80.2	6.7	6.8	3.5	4.7	21.2	76.0	2.4	36.5	7.7	28.8	8.3
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	62833	M	335.0	74.3	13.0	5.0	24.4	9.2	85.3	7.5	7.3	3.7	4.4	26.6	80.9	2.4	39.5	8.2	31.2	9.3
<i>Aegolius funereus</i>	44726	M	126.0	46.0	8.7	3.2	15.3	6.8	53.0	4.6	4.6	2.6	2.5	14.1	50.4	1.5	22.9	5.3	17.7	6.0
<i>Aegolius funereus</i>	44730	M	120.0	47.9	8.2	3.1	15.3	6.7	54.9	4.5	4.5	2.5	2.3	13.2	52.3	1.4	23.9	5.3	18.6	5.7
<i>Aegolius funereus</i>	44736	M	90.6	48.5	8.8	3.3	16.0	6.8	56.8	4.5	4.8	2.7	2.8	13.4	54.5	1.6	24.5	5.1	19.4	5.7
<i>Aegolius funereus</i>	44737	M	101.4	47.6	7.8	3.1	15.9	6.4	-	4.4	4.6	2.4	-	-	51.0	1.4	23.3	5.3	18.2	6.1
<i>Upupa epops</i>	46408	M	68.5	-	8.1	3.1	12.2	4.9	46.8	5.3	5.0	2.7	-	-	-	-	20.6	3.5	17.1	5.7
<i>Upupa epops</i>	56497	H	66.1	32.8	7.6	3.1	11.7	4.6	45.1	5.2	4.8	2.4	1.2	9.5	40.8	1.4	19.6	4.1	15.5	5.7
<i>Upupa epops</i>	56678	M	83.0	36.1	8.4	3.4	13.1	5.7	49.2	5.1	5.3	2.7	1.5	10.7	44.4	1.6	21.3	4.0	17.3	5.9
<i>Dryocopus martius</i>	56955	M	340.0	55.4	13.1	5.4	19.2	7.2	65.6	7.8	7.8	4.4	2.1	10.7	59.3	2.3	31.2	5.9	25.4	9.2
<i>Dryocopus martius</i>	59748	M	350.0	55.7	13.0	5.4	20.0	7.3	66.5	7.5	7.9	4.4	2.6	14.0	59.1	2.0	30.5	5.9	24.6	10.4
<i>Dryocopus martius</i>	59988	M	348.0	55.5	13.1	5.4	19.3	8.0	66.2	8.2	7.7	4.4	2.6	16.6	58.7	2.9	31.4	6.6	24.7	10.3
<i>Dryocopus martius</i>	64701	M	316.0	52.4	12.9	5.1	20.8	7.4	62.9	7.2	7.4	4.2	2.2	14.1	56.3	2.0	29.1	6.1	23.0	9.9
<i>Colaptes auratus</i>	56373	M	126.0	40.1	8.6	3.3	13.1	5.6	47.4	5.6	5.4	2.8	1.6	9.0	42.7	1.0	-	-	-	6.2
<i>Colaptes chrysoides</i>	84071	H	111.0	39.2	8.9	3.3	12.2	5.4	47.0	5.3	4.9	2.7	1.8	10.4	42.3	1.1	21.2	4.3	16.9	6.2
<i>Picoides tridactylus</i>	56772	H	66.5	27.7	6.3	2.7	9.2	3.4	31.7	3.7	3.9	2.2	1.5	6.6	28.8	0.7	15.5	3.6	11.9	5.2
<i>Picoides tridactylus</i>	56806	H	67.3	27.8	6.7	2.4	8.0	3.9	32.0	3.8	3.7	2.0	1.4	7.3	28.9	0.7	15.4	3.7	11.8	4.9
<i>Picoides tridactylus</i>	56807	M	70.0	29.0	6.7	2.5	8.0	4.1	34.2	3.8	4.0	2.1	1.6	8.2	30.6	0.8	15.6	3.8	11.9	5.0
<i>Picoides tridactylus</i>	56963	M	72.0	-	6.7	-	9.0	3.8	33.3	3.9	4.1	2.2	1.4	5.8	30.2	1.4	16.1	3.7	12.4	5.2
<i>Alcedo atthis</i>	47194	M	27.7	23.1	4.2	1.7	4.6	2.6	29.4	2.9	2.6	1.3	-	-	-	-	11.6	2.5	9.3	3.3
<i>Alcedo atthis</i>	63315	H	35.0	25.0	4.7	1.8	5.3	3.3	31.9	3.4	2.9	1.4	1.8	9.7	29.2	0.9	12.8	3.0	9.8	3.9
<i>Alcedo atthis</i>	66027	H	40.5	25.0	4.7	2.0	5.2	3.2	32.1	3.2	2.9	1.5	1.5	7.7	29.8	0.9	12.8	3.3	9.5	3.8
<i>Alcedo atthis</i>	71986	H	32.0	23.3	4.3	1.8	4.9	2.4	29.8	3.0	2.7	1.4	1.1	6.9	28.0	0.9	12.0	2.7	9.3	3.6
<i>Megasceryle alcyon (=Ceryle)</i>	86148	M	162.9	50.0	9.0	3.9	14.0	7.3	61.5	5.7	6.1	3.0	2.7	15.8	58.3	1.3	26.8	5.0	21.8	7.4
<i>Megasceryle alcyon (=Ceryle)</i>	86149	H	153.7	49.4	8.8	3.6	14.8	6.6	60.7	5.8	6.0	2.8	2.3	16.5	57.2	1.2	27.1	5.2	21.9	7.9

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dHCM	H _{max} -acm	LDI	LDL ₁	LDL ₂	LF	dInd	dIap	LT	LTMT	I _{air}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	62832	2.8	5.5	6.4	2.2	4.2	12.2	15.5	11.6	47.6	3.7	3.4	76.1	41.1	71.7	250.4	150.7	334.4	-	464.4
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	62833	3.5	5.8	7.1	2.6	4.4	13.4	17.4	12.9	52.4	4.3	4.1	81.4	44.0	76.5	242.8	148.2	328.5	-	437.9
<i>Aegolius funereus</i>	44726	2.4	3.7	4.6	1.7	2.9	7.5	10.2	7.9	35.5	2.8	2.9	47.5	21.8	43.7	165.3	117.3	199.9	-	201.5
<i>Aegolius funereus</i>	44730	2.1	3.7	4.6	1.7	2.9	8.0	10.0	8.1	37.2	2.8	2.8	49.5	22.0	49.1	168.1	110.7	203.6	-	209.8
<i>Aegolius funereus</i>	44736	2.3	3.4	4.8	1.9	2.9	8.3	10.9	8.2	37.9	2.9	2.7	50.9	22.9	47.9	163.0	122.6	212.5	-	232.2
<i>Aegolius funereus</i>	44737	2.3	3.8	4.5	1.7	2.8	6.9	9.5	7.8	36.7	2.8	2.8	48.1	-	49.6	170.0	106.5	221.3	-	229.1
<i>Upupa epops</i>	46408	2.1	3.6	5.9	1.6	4.2	5.7	-	-	24.0	2.5	2.1	35.8	21.9	35.3	140.5	88.5	180.9	-	173.9
<i>Upupa epops</i>	56497	2.1	3.6	5.6	1.8	3.9	5.0	9.4	5.2	23.5	2.2	1.9	35.7	21.9	39.1	145.2	106.1	182.7	450.0	169.3
<i>Upupa epops</i>	56678	2.3	3.6	5.7	1.9	3.8	7.4	10.1	6.5	25.5	2.3	2.3	38.2	22.6	-	142.2	105.0	189.1	478.0	170.8
<i>Dryocopus martius</i>	56955	4.0	5.2	6.5	2.3	4.1	8.4	16.3	7.2	43.6	4.7	4.3	56.3	39.0	48.0	242.7	179.5	303.9	740.0	424.0
<i>Dryocopus martius</i>	59748	3.9	6.4	6.4	2.5	3.9	8.9	16.2	8.5	43.3	4.7	4.2	55.6	37.9	55.1	236.7	181.1	291.2	735.0	426.8
<i>Dryocopus martius</i>	59988	4.0	6.3	6.7	2.5	4.2	9.1	16.1	7.8	42.5	4.4	4.1	55.2	38.8	57.3	244.0	170.9	281.8	753.0	409.4
<i>Dryocopus martius</i>	64701	4.2	5.7	6.4	2.3	4.4	8.6	15.3	8.2	41.1	4.3	3.9	53.7	35.9	54.5	228.4	145.8	282.5	695.0	389.4
<i>Colaptes auratus</i>	56373	2.5	3.7	4.4	1.6	2.8	5.0	10.9	6.0	29.7	2.5	2.2	43.8	29.0	40.2	141.9	102.3	193.3	-	172.0
<i>Colaptes chrysoides</i>	84071	2.3	3.9	4.3	1.9	2.4	5.5	11.5	-	29.8	2.5	2.4	43.5	29.5	-	-	-	-	-	-
<i>Picoides tridactylus</i>	56772	2.2	3.3	3.3	1.4	1.9	2.5	9.4	4.1	22.7	2.2	2.1	30.8	21.0	23.3	124.8	78.1	143.4	377.0	103.6
<i>Picoides tridactylus</i>	56806	1.8	3.9	3.2	1.4	1.8	-	8.9	3.6	23.1	2.3	1.9	30.8	20.8	25.8	122.7	81.5	149.0	387.0	116.6
<i>Picoides tridactylus</i>	56807	2.0	3.0	3.6	1.2	2.4	-	9.8	4.4	24.5	2.3	2.1	33.5	21.4	26.0	118.4	82.7	152.1	392.0	110.8
<i>Picoides tridactylus</i>	56963	2.1	3.1	3.4	1.4	2.0	2.9	9.6	3.9	24.1	2.6	2.1	-	22.0	25.5	125.1	91.9	156.2	390.0	112.3
<i>Alcedo atthis</i>	47194	1.3	2.8	2.5	1.1	1.4	3.2	5.6	4.9	14.8	1.3	1.2	22.5	8.7	23.2	75.2	50.3	96.8	-	41.0
<i>Alcedo atthis</i>	63315	1.4	2.5	2.8	1.1	1.7	3.2	6.3	4.9	16.3	1.4	1.3	25.5	9.8	25.5	79.7	52.9	106.9	280.0	47.6
<i>Alcedo atthis</i>	66027	1.2	2.6	2.8	1.0	1.7	3.3	6.3	5.0	15.8	1.4	1.3	25.7	9.8	-	80.7	51.9	107.4	278.0	47.7
<i>Alcedo atthis</i>	71986	1.1	2.5	2.4	1.1	1.3	3.5	6.1	5.1	14.7	1.3	1.2	24.1	8.9	24.3	72.5	50.9	102.1	267.0	42.5
<i>Megasceryle alcyon (=Ceryle)</i>	86148	2.4	5.2	4.7	2.3	2.4	6.5	12.3	9.0	27.5	2.5	2.4	37.8	11.2	49.3	168.1	110.0	231.9	-	185.0
<i>Megasceryle alcyon (=Ceryle)</i>	86149	2.2	5.7	4.4	1.9	2.5	6.5	11.7	9.3	26.9	2.3	2.4	38.0	11.8	48.0	167.1	106.0	225.9	-	198.0

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcsp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UhM	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Dacelo novaequineae</i>	57788	H	250,0	70,3	12,3	4,7	17,2	9,7	87,2	7,1	7,6	3,9	2,8	26,5	82,1	2,6	34,0	7,3	26,7	9,3
<i>Dacelo novaequineae</i>	62803	H	322,0	67,3	12,0	4,6	16,6	9,9	84,9	6,9	7,4	4,2	3,7	24,2	80,1	2,0	33,1	7,5	25,6	8,8
<i>Dacelo novaequineae</i>	62838	H	231,0	69,1	11,8	4,5	18,6	9,4	84,7	7,2	7,4	3,8	3,2	24,1	80,4	2,3	33,3	7,1	26,2	9,0
<i>Dacelo novaequineae</i>	62895	H	312,0	66,4	11,8	4,8	16,7	9,4	83,0	6,9	7,3	3,9	2,8	22,9	79,5	2,3	33,1	7,7	25,4	9,1
<i>Coracias garrulus</i>	56480	H	169,0	53,1	9,0	3,9	15,4	5,7	63,7	5,6	6,0	3,4	2,5	20,7	60,1	1,9	28,7	5,9	22,8	8,0
<i>Coracias garrulus</i>	56485	H	162,0	53,5	9,2	3,7	15,3	6,6	64,3	5,5	6,1	2,8	2,5	18,2	60,7	2,0	29,6	6,0	23,6	7,9
<i>Coracias garrulus</i>	56647	M	168,0	56,4	9,7	4,0	16,8	6,4	68,5	5,8	6,4	3,1	2,5	22,8	64,5	1,9	30,7	5,6	25,5	8,4
<i>Coracias garrulus</i>	56886	M	146,0	55,3	9,2	3,8	16,1	7,4	65,9	5,6	6,2	2,9	2,7	20,9	61,9	1,9	29,2	6,2	22,9	8,0
<i>Merops apiaster</i>	56655	H	63,8	32,0	6,1	2,7	8,9	4,5	40,3	4,3	4,1	2,4	1,5	10,6	37,0	1,0	18,9	3,1	15,8	5,7
<i>Merops apiaster</i>	56657	H	57,5	31,6	5,9	2,7	8,1	4,4	36,3	4,2	3,9	2,3	1,5	13,1	36,6	1,3	18,4	3,3	15,6	5,5
<i>Merops apiaster</i>	56659	H	57,0	31,8	6,1	2,7	8,8	4,9	39,9	4,3	4,0	2,3	1,6	12,1	36,8	1,0	18,6	3,2	15,5	5,6
<i>Falco peregrinus</i>	78840	H	1057,0	89,1	17,1	7,7	31,6	18,1	104,7	12,3	11,8	7,0	6,0	32,8	97,3	2,6	63,4	13,1	5,2	17,2
<i>Falco peregrinus</i>	78842	M	699,0	77,7	16,2	7,1	26,8	16,1	92,6	10,9	10,9	6,1	5,3	30,7	85,4	2,2	54,9	11,0	43,9	14,8
<i>Falco peregrinus</i>	79327	H	1072,0	91,5	18,0	7,8	32,8	17,5	107,0	12,4	12,3	6,9	6,2	37,5	99,0	2,3	64,1	13,0	51,2	17,2
<i>Falco peregrinus</i>	87160	M	806,0	76,5	15,6	7,2	25,8	15,6	90,0	10,9	10,3	6,2	5,6	25,9	82,7	2,3	53,4	10,3	43,1	14,1
<i>Falco subbuteo</i>	47028	M	235,0	54,0	10,1	4,6	18,8	10,4	61,8	6,9	6,8	4,3	3,3	21,7	57,1	1,6	37,0	7,3	29,7	10,1
<i>Falco subbuteo</i>	56644	H	286,0	59,8	10,6	4,6	19,2	11,1	68,1	6,9	7,0	4,0	3,2	22,4	63,0	2,2	38,7	7,4	31,3	10,7
<i>Falco subbuteo</i>	56658	M	201,0	54,1	10,2	4,6	17,5	10,1	62,3	7,1	7,0	3,9	3,4	20,3	57,8	1,7	36,7	7,0	29,8	10,4
<i>Falco subbuteo</i>	56977	M	213,0	56,4	10,4	4,7	19,3	10,9	65,0	6,9	7,3	4,1	3,5	22,2	60,5	1,6	38,8	7,5	31,3	10,9
<i>Falco vespertinus</i>	56483	M	150,0	50,7	8,4	3,7	16,5	8,8	57,6	5,7	5,8	3,5	2,5	20,9	53,8	1,3	32,1	-	-	8,5
<i>Falco vespertinus</i>	56486	H	177,0	51,5	8,5	3,7	15,6	8,4	59,3	5,9	6,0	3,6	2,9	15,6	54,9	1,4	34,5	6,5	28,3	8,5
<i>Falco vespertinus</i>	56487	H	174,0	50,1	9,0	3,8	15,4	8,1	57,2	5,9	6,0	3,6	2,4	13,3	53,1	1,4	32,1	6,2	25,9	8,6
<i>Ara ararauna</i>	39897	H	793,1	80,2	16,8	8,1	23,7	14,5	102,2	10,5	11,5	5,9	4,6	25,3	94,9	3,8	60,7	12,9	47,8	15,9
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	58701	M	235,0	37,5	7,8	3,8	10,9	6,4	41,9	5,3	6,1	3,4	2,2	10,5	38,4	1,7	28,9	5,8	23,7	8,2
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	63146	M	208,0	36,2	7,8	3,5	10,2	6,4	41,0	5,2	5,8	3,2	2,4	10,4	37,4	1,7	28,9	5,8	23,8	7,5

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCb	DCMC	dMCI	H _m -dMCI	LDI	LDI _h	LDI _h	LF	dflm	dflap	LT	LTMf	L _{st}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Dacelo novaequineae</i>	57788	3,0	6,2	6,2	2,9	3,4	8,5	14,2	11,2	38,7	3,2	3,2	57,3	24,8	62,0	227,3	154,7	298,5	770,0	377,4
<i>Dacelo novaequineae</i>	62803	2,6	6,2	6,4	3,1	3,3	7,5	13,7	-	35,8	3,2	3,2	55,6	24,6	61,6	211,0	144,1	293,8	740,0	367,3
<i>Dacelo novaequineae</i>	62838	3,1	5,9	5,9	2,3	3,6	7,8	13,8	10,7	39,1	3,0	2,9	58,2	25,3	59,4	220,2	158,1	317,2	-	399,2
<i>Dacelo novaequineae</i>	62895	3,2	6,0	6,2	3,1	3,6	7,4	13,0	10,2	38,3	3,3	3,3	57,4	25,4	60,7	220,3	151,6	296,9	734,0	356,7
<i>Coracias garrulus</i>	56480	3,5	4,5	5,2	2,5	2,6	8,2	12,9	10,1	30,8	2,6	2,5	-	23,1	50,9	204,5	118,8	259,1	646,0	259,3
<i>Coracias garrulus</i>	56485	3,6	4,3	5,1	2,4	2,7	8,2	12,4	10,3	31,4	2,3	2,4	43,7	23,7	49,9	197,3	119,4	265,5	637,0	260,8
<i>Coracias garrulus</i>	56647	3,5	4,9	4,9	2,2	2,7	8,1	14,0	11,1	32,3	2,3	2,5	43,4	24,0	49,3	211,7	118,2	284,4	687,0	287,1
<i>Coracias garrulus</i>	56886	3,2	4,8	5,0	2,2	2,8	7,9	13,0	10,6	31,7	2,3	2,4	43,2	23,4	48,7	197,7	111,0	267,6	670,0	280,8
<i>Merops apiaster</i>	56655	2,0	3,7	3,5	1,6	1,9	5,6	11,8	-	19,9	1,7	2,0	26,7	11,7	34,8	152,7	80,2	196,3	469,0	108,7
<i>Merops apiaster</i>	56657	1,8	3,7	3,4	1,4	2,0	5,5	11,3	-	19,8	1,5	1,6	26,0	12,1	33,0	149,2	73,7	188,3	443,0	105,9
<i>Merops apiaster</i>	56659	2,2	3,4	3,4	1,5	1,9	5,0	11,2	5,1	19,7	1,5	1,6	26,1	11,7	33,7	141,2	81,8	184,1	445,0	103,5
<i>Falco peregrinus</i>	78840	7,2	9,9	9,1	4,5	4,6	21,2	24,6	25,1	70,9	6,4	6,7	91,4	54,9	99,9	372,1	187,7	488,8	-	702,7
<i>Falco peregrinus</i>	78842	6,2	8,6	9,1	4,0	5,1	-	20,8	22,9	63,4	5,9	5,9	81,4	49,3	77,8	316,5	159,2	417,5	1000,0	492,5
<i>Falco peregrinus</i>	79327	7,0	12	9,8	4,3	5,5	22,4	-	25,3	72,6	6,6	6,6	-	56,0	89,7	365,0	172,5	467,8	1263,0	577,6
<i>Falco peregrinus</i>	87160	5,5	8,6	8,5	4,0	4,5	18,5	20,4	21,3	64,5	6,0	5,7	78,2	47,1	73,4	-	-	-	-	-
<i>Falco subbuteo</i>	47028	4,3	5,8	6,0	2,7	3,3	11,8	15,1	15,5	42,9	3,9	3,4	56,1	35,2	60,5	264,5	-	-	-	-
<i>Falco subbuteo</i>	56644	4,3	6,4	6,1	2,8	3,4	12,4	14,8	11,3	46,7	3,5	3,5	59,6	35,3	-	-	-	-	-	-
<i>Falco subbuteo</i>	56658	4,3	6,2	6,3	2,7	3,5	11,6	14,7	14,9	-	-	-	56,6	33,1	-	-	-	-	-	-
<i>Falco subbuteo</i>	56977	4,5	6,4	5,7	2,7	3,2	12,4	15,7	15,3	45,6	3,5	3,6	59,0	35,6	-	-	-	-	-	-
<i>Falco vespertinus</i>	56483	3,8	4,7	-	2,4	-	9,9	11,8	-	36,0	3,0	3,0	49,0	29,3	-	-	-	-	-	-
<i>Falco vespertinus</i>	56486	3,5	5,0	4,9	2,5	2,4	11,5	13,8	14,9	37,1	2,9	2,7	48,7	30,6	-	-	-	-	-	-
<i>Falco vespertinus</i>	56487	3,7	4,9	5,4	2,8	2,6	10,0	11,8	-	36,9	2,9	3,1	48,4	28,1	-	-	-	-	-	-
<i>Ara ararauna</i>	39897	6,6	9,3	10,0	4,6	5,5	18,2	22,6	24,3	59,0	6,0	5,8	77,9	31,0	95,8	382,3	257,1	461,5	-	848,5
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	58701	3,5	4,8	5,0	2,2	2,8	9,8	11,0	12,0	36,6	3,1	3,3	53,6	20,1	56,6	180,1	102,5	236,3	555,0	212,6
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	63146	3,0	4,5	4,9	2,3	2,7	9,3	10,7	11,0	34,5	2,9	2,9	51,1	20,8	48,8	195,9	101,4	230,3	540,0	195,4

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	Ucm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMcd	HCMC
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	63206	M	1740	37.4	7.7	3.7	11.4	5.8	41.6	5.0	5.8	3.1	2.4	38.3	1.7	300	6.2	23.8	7.6
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	63301	M	1858	36.9	7.6	3.7	11.3	5.7	41.2	5.1	5.8	3.5	2.4	37.0	1.7	290	6.5	22.5	7.8
<i>Trichoglossus haematodus</i>	62873	H	1152	31.4	6.9	3.1	7.7	5.3	34.9	4.5	5.4	2.7	2.2	31.9	1.5	260	5.5	2.5	6.7
<i>Trichoglossus haematodus</i>	62876	H	1305	31.9	6.9	3.7	8.7	5.9	35.9	4.3	5.4	3.1	2.0	10.2	1.6	264	5.3	21.3	6.8
<i>Trichoglossus haematodus</i>	62932	M	1350	32.1	7.1	3.5	9.0	5.1	35.8	4.3	5.3	3.1	2.0	11.1	1.7	262	5.5	2.6	7.1
<i>Psephotus haematotus</i>	57446	M	57.7	25.4	5.6	2.7	6.0	3.8	28.8	3.3	3.8	2.2	1.9	9.2	1.1	20.1	4.6	15.6	5.0
<i>Cacatua alba</i>	82950	H	6400	82.0	15.0	6.2	23.8	15.1	95.6	8.5	9.2	4.6	5.0	25.8	3.4	49.4	9.9	39.6	11.8
<i>Eolophus roseicapillus</i>	57644	M	3510	61.8	11.7	5.4	17.5	10.2	73.4	7.2	7.8	4.0	4.4	20.1	2.5	45.9	8.2	37.6	10.2
<i>Eolophus roseicapillus</i>	60857	M	3760	57.9	11.8	5.3	16.8	10.9	71.5	7.2	8.1	4.2	4.4	25.2	2.5	44.7	8.4	36.3	10.5
<i>Tyrannus tyrannus</i>	35764	M	39.0	25.9	5.7	2.5	6.5	4.1	37.5	3.9	3.9	1.8	0.9	8.5	1.1	18.3	3.5	14.7	4.4
<i>Tyrannus tyrannus</i>	35765	H	48.5	24.0	5.9	2.5	6.4	3.8	34.0	4.0	3.9	1.9	0.9	7.1	1.1	17.2	3.6	13.7	4.6
<i>Tyrannus tyrannus</i>	35766	M	43.8	26.2	5.9	2.6	7.1	3.8	37.2	4.5	3.9	2.0	0.6	4.2	0.7	18.8	3.7	15.1	4.9
<i>Contopus cooperi</i> (=C.borealis)	34637	M	37.7	21.0	4.9	2.2	5.8	3.3	30.1	3.6	3.4	1.7	0.9	6.8	-	15.7	3.0	12.7	3.9
<i>Contopus cooperi</i> (=C.borealis)	36746	Unk	29.5	20.1	4.8	2.0	5.1	3.7	29.2	3.2	3.2	1.6	0.9	5.9	0.4	15.0	3.0	12.0	3.6
<i>Contopus cooperi</i> (=C.borealis)	50004	H	31.0	20.0	5.4	2.1	5.0	3.5	28.2	3.5	3.3	1.8	0.7	3.4	0.5	14.6	3.2	11.4	4.1
<i>Pitta moluccensis</i>	73874	M	55.5	34.2	7.1	2.8	7.2	5.7	42.1	4.7	4.3	2.2	1.3	10.9	1.1	19.7	4.0	15.8	5.0
<i>Pitta moluccensis</i>	73875	H	44.5	33.9	7.2	2.9	7.4	4.8	40.9	4.7	4.3	2.5	1.5	11.3	1.4	19.5	4.0	15.5	5.0
<i>Corvus corax</i>	59566	M	14300	100.1	21.7	9.2	32.6	16.7	118.2	14.2	13.8	7.4	3.2	23.0	2.9	66.7	12.3	54.4	16.7
<i>Corvus corax</i>	61493	M	13000	100.5	22.7	9.5	34.4	15.0	123.4	14.5	14.5	7.3	2.5	27.6	4.2	66.3	12.2	54.7	16.0
<i>Corvus corax</i>	64779	H	10500	92.2	20.8	8.4	29.3	16.1	114.7	13.2	13.0	6.8	2.7	22.6	2.7	62.9	11.1	51.8	15.5
<i>Corvus corone</i>	56419	M	5700	69.9	16.8	6.5	23.6	11.9	83.8	11.5	10.2	5.2	1.9	13.0	2.4	46.7	9.0	37.7	11.8
<i>Corvus corone</i>	56471	H	5750	68.7	15.2	6.3	22.3	12.1	82.3	10.0	9.7	5.3	2.1	19.4	2.0	44.1	8.4	35.7	11.5
<i>Corvus corone</i>	56495	H	5200	70.0	16.3	6.5	23.8	11.2	84.4	10.3	9.7	5.5	1.9	16.4	2.2	46.0	9.5	36.5	11.3
<i>Corvus corone</i>	56925	H	4560	67.3	15.3	6.3	22.0	10.5	80.9	9.8	9.5	5.2	2.1	21.2	2.1	45.1	8.5	36.6	11.2
<i>Pica pica</i>	56707	H	2230	43.5	10.7	4.1	13.1	6.6	50.8	7.0	6.3	3.6	1.4	14.5	1.0	26.6	5.9	2.7	8.0

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dVCI	H _{m-avm}	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dFnd	dFap	LT	LMT	L _{al}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	63206	3.3	4.3	4.8	2.3	2.6	9.5	10.5	11.6	35.8	3.0	2.9	53.5	21.4	-	-	-	-	-	-
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	63301	3.3	4.5	4.8	2.3	2.5	9.0	10.6	11.3	35.8	3.1	3.1	52.2	21.2	44.1	173.3	101.2	210.6	546.0	162.9
<i>Trichoglossus haematodus</i>	62873	2.7	4.0	4.6	2.1	2.4	8.7	9.7	10.8	30.5	2.4	2.4	43.9	16.6	43.1	158.6	86.3	195.1	446.0	126.1
<i>Trichoglossus haematodus</i>	62876	2.9	3.9	4.7	2.3	2.4	8.5	9.7	10.6	30.7	2.8	2.6	43.6	17.3	-	155.2	77.6	193.0	436.0	123.9
<i>Trichoglossus haematodus</i>	62932	3.0	4.6	4.6	2.3	2.3	-	9.6	10.6	30.6	2.7	2.7	43.7	17.3	40.1	158.5	78.7	195.8	450.0	129.9
<i>Psephotus haematotus</i>	57446	2.1	2.9	3.3	1.5	1.7	6.2	7.4	7.5	23.6	2.0	2.0	33.8	14.2	32.6	122.1	74.7	149.4	363.0	85.4
<i>Cacatua alba</i>	82950	4.7	7.1	8.7	3.4	5.3	14.6	16.5	17.0	56.3	5.1	4.9	83.3	28.1	62.6	307.9	229.6	414.2	1010.0	829.0
<i>Eolophus roseicapillus</i>	57644	3.9	6.4	6.6	3.0	3.6	12.8	15.8	15.7	42.5	3.3	3.4	63.2	21.3	62.6	261.7	149.3	343.2	-	394.4
<i>Eolophus roseicapillus</i>	60857	4.4	6.8	6.8	3.0	3.8	12.6	16.5	16.4	41.8	3.5	3.3	-	21.9	64.8	252.8	139.9	329.2	790.0	386.7
<i>Tyrannus tyrannus</i>	35764	1.8	2.6	2.9	1.3	1.6	4.4	8.0	-	20.0	1.5	1.6	31.7	19.5	29.7	123.0	81.1	144.0	-	89.8
<i>Tyrannus tyrannus</i>	35765	1.7	2.9	3.0	1.4	1.6	-	7.0	-	19.1	1.5	1.6	29.5	18.5	30.7	111.9	73.8	142.0	-	86.0
<i>Tyrannus tyrannus</i>	35766	1.8	3.1	3.1	1.3	1.8	-	7.9	-	20.0	1.5	1.3	31.5	19.4	-	128.8	81.8	156.2	-	95.5
<i>Contopus cooperi</i> (=C.borealis)	34637	1.5	2.4	2.8	1.1	1.7	-	-	-	16.6	1.3	1.2	25.1	14.8	22.9	-	-	-	-	-
<i>Contopus cooperi</i> (=C.borealis)	36746	1.5	2.9	2.5	1.2	1.4	3.7	6.6	5.9	16.4	1.3	1.3	26.0	14.8	-	-	-	-	-	-
<i>Contopus cooperi</i> (=C.borealis)	50004	1.6	2.5	2.7	1.3	1.4	4.0	6.5	5.7	16.3	1.3	1.3	25.1	14.7	27.3	109.2	72.9	133.8	-	61.7
<i>Pitta moluccensis</i>	73874	1.7	3.4	3.5	2.0	1.5	5.8	8.2	7.1	29.2	2.2	2.3	52.5	41.2	41.0	124.7	92.1	159.1	387.0	123.5
<i>Pitta moluccensis</i>	73875	1.9	3.2	3.4	1.7	1.8	5.8	8.3	6.6	28.7	2.3	2.3	51.0	40.2	39.4	126.6	97.1	166.0	389.0	131.5
<i>Pitta moluccensis</i>	59566	6.8	9.9	11.3	5.2	6.2	15.9	35.1	20.8	72.4	6.7	6.3	116.2	65.9	108.1	-	263.6	526.3	1335.0	1018.1
<i>Corvus corax</i>	61493	6.6	9.3	11.3	5.0	6.4	17.1	34.3	21.2	72.8	6.5	5.7	124.1	71.0	103.8	442.1	237.8	560.5	1382.0	985.5
<i>Corvus corax</i>	64779	5.9	9.7	10.3	5.0	5.2	-	31.8	-	68.2	6.1	5.3	110.6	-	105.6	414.7	226.4	513.5	1295.0	920.9
<i>Corvus corone</i>	56419	4.4	7.3	7.9	3.6	4.3	10.4	23.0	14.2	56.5	4.6	4.4	93.5	60.1	-	-	-	-	-	-
<i>Corvus corone</i>	56471	4.3	7.2	7.4	4.0	3.4	11.4	22.2	13.6	55.3	4.5	4.4	92.0	60.8	74.4	312.7	197.4	370.7	966.0	580.0
<i>Corvus corone</i>	56495	3.9	7.5	7.8	3.5	4.3	11.1	21.2	13.3	56.2	4.6	4.3	93.0	60.3	76.1	323.5	198.4	416.7	1001.0	666.1
<i>Corvus corone</i>	56925	3.9	7.2	7.4	3.2	4.3	10.5	20.4	13.1	53.8	4.4	4.1	89.5	59.3	75.9	286.3	-	-	-	-
<i>Pica pica</i>	56707	2.8	5.2	5.1	2.1	3.3	6.7	12.3	6.8	41.0	3.6	3.3	67.4	46.9	50.9	195.0	145.2	235.3	598.0	282.6

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	IU	epU	edU	dU	UHm	Ucm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HMC
<i>Pica pica</i>	56890	M	243.0	46.5	11.5	4.2	13.4	5.5	54.4	7.5	6.8	3.6	1.4	14.3	47.8	1.2	28.6	5.9	22.7	8.2
<i>Pica pica</i>	56913	H	194.0	41.8	10.8	3.9	12.7	5.9	49.4	7.1	6.3	3.4	1.3	11.7	43.7	1.0	25.8	6.0	19.8	7.6
<i>Pica pica</i>	59758	M	258.0	-	12.6	-	15.1	7.2	57.5	7.8	7.0	3.8	1.9	17.0	51.2	1.2	30.3	6.4	24.0	7.7
<i>Pica pica</i>	59759	Unk	218.0	-	11.3	4.3	14.5	6.7	55.7	7.5	6.8	4.0	1.4	17.3	49.6	1.4	29.4	6.5	22.9	7.9
<i>Pica pica</i>	59899	M	239.0	46.5	11.6	4.6	14.8	7.4	55.8	7.6	6.9	3.8	-	-	49.8	1.1	-	-	-	6.6
<i>Pica pica</i>	59930	M	250.0	49.8	11.6	4.7	16.0	7.5	59.4	7.6	7.4	4.0	1.6	16.6	53.0	1.4	31.2	6.8	24.4	7.9
<i>Pica pica</i>	59931	H	202.0	44.0	11.0	4.0	14.0	7.5	52.3	7.3	6.5	3.5	1.3	13.6	46.5	1.1	27.1	6.3	2.8	7.8
<i>Alauda arvensis</i>	44634	H	37.0	24.1	4.8	2.1	6.7	7.5	31.6	3.8	3.4	2.0	0.9	6.7	28.2	0.5	16.6	2.9	13.7	3.7
<i>Alauda arvensis</i>	44371	M	41.2	24.7	5.3	2.4	6.7	7.5	32.8	4.1	3.7	2.0	0.7	5.7	29.4	1.0	17.8	3.0	14.8	4.1
<i>Alauda arvensis</i>	47527	H	34.5	25.1	5.0	2.3	7.4	7.5	30.9	3.8	3.3	1.9	0.8	6.1	28.0	0.7	15.9	3.0	12.9	4.1
<i>Alauda arvensis</i>	47606	M	40.8	25.2	5.4	2.3	7.1	7.5	-	3.9	-	-	-	-	-	-	17.0	-	-	4.5
<i>Melanocorypha mongolica</i>	57843	M	58.2	29.5	6.0	2.4	7.3	7.5	35.6	4.2	4.1	2.1	1.0	7.9	32.2	1.1	18.8	3.6	15.2	4.8
<i>Melanocorypha mongolica</i>	57846	H	60.2	27.1	5.3	2.3	7.1	7.5	31.3	4.1	3.7	2.1	0.6	6.0	28.4	0.7	16.9	3.2	13.7	4.3
<i>Melanocorypha mongolica</i>	57848	H	54.6	27.8	5.3	2.4	7.3	7.5	33.1	3.8	3.7	2.1	0.9	6.5	29.8	0.6	17.2	3.3	13.8	4.4
<i>Melanocorypha mongolica</i>	59839	H	46.3	26.9	5.3	2.2	6.5	7.5	31.9	3.8	3.2	2.0	0.9	8.0	29.8	1.3	16.7	-	-	4.2
<i>Cinclus mexicanus</i>	33111	H	53.0	21.2	5.4	2.0	4.8	7.5	24.6	3.8	3.3	1.9	0.7	7.1	21.6	0.6	14.9	3.4	11.6	3.9
<i>Cinclus mexicanus</i>	50254	M	57.0	23.0	5.6	2.2	6.0	7.5	25.0	4.3	3.8	1.9	-	-	24.5	1.2	16.9	3.6	13.2	4.2
<i>Progne subis</i>	45892	M	53.0	21.0	5.8	2.5	6.6	7.5	31.1	3.0	4.1	2.3	0.8	7.7	28.8	1.1	18.5	4.1	14.5	5.2
<i>Progne subis</i>	55860	H	35.1	20.4	5.8	2.4	6.6	7.5	31.1	4.3	4.0	2.1	0.8	8.0	28.0	1.1	17.3	4.0	13.2	5.3
<i>Delychon dasypus</i>	46966	M	19.6	12.8	3.8	1.6	4.4	7.5	19.4	2.9	2.6	1.4	0.5	4.0	17.4	0.7	11.9	2.7	9.2	3.5
<i>Delychon dasypus</i>	46970	H	24.8	12.6	4.2	1.8	3.8	7.5	19.3	2.7	2.7	1.5	0.4	3.6	16.9	0.8	11.7	2.7	9.0	3.6
<i>Delychon dasypus</i>	51833	H	20.1	13.2	4.1	1.8	3.8	7.5	20.7	3.0	2.7	1.4	-	-	-	-	12.0	2.9	9.9	3.9
<i>Tachycineta bicolor</i>	41607	H	22.0	14.3	4.3	1.8	4.4	7.5	22.7	3.2	2.9	1.5	0.5	3.0	20.9	0.8	12.2	3.1	9.5	3.8
<i>Tachycineta bicolor</i>	42306	M	21.0	14.4	4.3	1.9	4.5	7.5	23.1	3.1	2.9	1.7	0.4	5.8	21.2	0.7	12.5	2.8	9.7	3.8
<i>Tachycineta bicolor</i>	42308	M	22.5	15.0	4.5	1.9	4.5	7.5	24.2	3.2	3.1	1.6	0.4	4.4	22.5	0.7	13.2	3.1	1.1	4.1

Especie	Ref. Museo	HCmCa	HCmCp	DCMC	dCMC	H _{max}	H _{max}	LDI	LDI ₁	LDI ₂	LF	dFm	dFap	LT	LTMT	I _{ea}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Pica pica</i>	56890	2.7	5.5	5.4	2.5	2.5	2.9	7.9	14.2	7.8	44.7	3.6	3.3	72.0	50.1	57.5	205.3	143.8	254.6	636.0	326.6
<i>Pica pica</i>	56913	2.9	4.7	5.2	2.3	2.3	2.9	6.5	12.1	-	39.9	3.4	3.2	-	44.0	-	-	-	-	-	-
<i>Pica pica</i>	59758	2.9	4.8	6.0	2.8	2.8	3.2	7.5	14.3	8.2	45.3	3.7	3.3	72.7	50.0	57.3	232.9	154.0	271.3	662.0	374.6
<i>Pica pica</i>	59759	2.8	5.1	6.0	2.7	3.4	3.4	7.0	14.1	7.8	42.3	3.3	3.1	68.3	48.2	53.6	213.2	147.8	256.0	622.0	341.3
<i>Pica pica</i>	59899	2.6	4.2	5.8	2.5	2.5	3.4	6.7	13.7	7.4	42.8	3.5	3.1	69.8	49.3	55.2	213.1	160.2	252.7	638.0	335.6
<i>Pica pica</i>	59930	2.6	5.3	5.9	3.0	2.9	2.9	7.6	14.0	-	45.0	3.9	3.5	71.8	51.8	56.0	220.2	155.0	274.6	675.0	370.9
<i>Pica pica</i>	59931	2.5	5.2	5.5	2.4	2.4	3.9	7.1	12.9	7.1	39.8	3.4	3.1	64.9	45.9	57.3	202.0	148.0	246.8	612.0	315.4
<i>Alauda arvensis</i>	44634	1.3	2.4	2.7	1.5	1.2	1.2	4.1	9.3	4.1	19.2	1.4	1.0	33.2	24.4	26.6	106.2	-	-	-	-
<i>Alauda arvensis</i>	44371	1.4	2.7	3.0	1.7	1.3	1.3	3.8	9.3	4.0	19.5	1.4	1.4	33.9	24.0	-	-	-	-	-	-
<i>Alauda arvensis</i>	47606	1.4	3.1	-	1.5	-	-	-	8.9	3.1	19.5	1.4	1.4	-	26.2	24.4	116.1	75.1	130.9	320.0	76.6
<i>Melanocorypha mongolica</i>	57843	1.6	3.2	3.4	1.4	1.4	2.0	4.2	-	-	23.5	1.7	1.6	36.0	25.3	28.1	138.4	77.3	139.8	330.0	73.5
<i>Melanocorypha mongolica</i>	57846	1.5	2.8	3.3	1.9	1.4	1.4	4.0	9.2	3.6	22.1	1.8	1.7	35.1	24.9	26.8	122.4	79.2	178.6	373.0	88.8
<i>Melanocorypha mongolica</i>	57848	1.3	3.9	3.1	1.4	1.7	1.7	4.0	9.8	4.0	23.1	1.8	1.7	36.0	24.6	26.8	130.0	77.9	179.1	375.0	86.2
<i>Melanocorypha mongolica</i>	59839	1.3	3.0	-	1.6	-	-	-	9.3	4.0	22.1	1.7	1.5	35.2	24.2	26.5	119.3	73.7	146.2	366.0	82.2
<i>Cinclus mexicanus</i>	33111	1.0	2.9	2.9	1.4	1.4	1.5	3.2	7.0	2.9	20.0	1.6	1.6	37.7	27.7	24.8	-	-	-	-	-
<i>Cinclus mexicanus</i>	50254	1.2	2.9	3.2	1.7	1.5	1.5	3.9	7.4	3.2	21.6	1.7	1.8	42.2	30.1	24.0	92.5	68.0	118.2	-	65.4
<i>Progne subis</i>	45892	1.9	3.3	4.3	1.9	2.4	2.4	6.3	12.2	6.5	18.5	1.4	1.5	28.7	15.0	-	-	-	-	-	-
<i>Progne subis</i>	55860	2.2	3.1	4.0	1.7	1.7	2.3	6.0	11.9	-	18.7	1.3	1.4	29.5	15.0	30.6	146.1	67.3	179.4	-	92.7
<i>Delychon dasypus</i>	46966	1.5	2.9	2.8	1.4	1.4	1.4	4.1	8.7	4.7	12.3	0.8	0.9	18.8	10.4	18.4	103.7	44.9	123.8	-	44.7
<i>Delychon dasypus</i>	46970	1.4	2.2	3.1	1.7	1.4	-	-	8.1	-	12.4	0.9	0.9	20.9	11.3	18.1	107.9	51.0	123.3	-	44.7
<i>Delychon dasypus</i>	51833	1.4	2.5	3.2	1.3	1.9	1.4	4.2	8.5	4.6	13.5	1.0	1.0	21.3	11.4	20.3	111.4	-	-	-	-
<i>Tachycineta bicolor</i>	41607	1.5	2.3	2.7	1.2	1.5	1.5	4.0	8.5	3.9	14.1	1.0	1.0	22.5	11.7	-	119.9	60.7	127.3	-	52.1
<i>Tachycineta bicolor</i>	42306	1.6	2.2	3.0	1.5	1.6	1.6	3.9	8.9	4.5	13.4	1.0	1.1	20.8	12.0	-	-	-	-	-	-
<i>Tachycineta bicolor</i>	42308	1.5	2.6	3.1	1.3	1.8	1.8	4.3	9.3	4.3	13.8	1.0	1.1	22.3	11.9	22.2	115.7	56.6	131.9	-	52.2

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	Utkm	Utkm	LR	dR	LCMC	LCMcp	LCMcd	HCMC
<i>Macronyx croceus</i>	52745	M	47,5	26,3	5,9	2,3	6,7	7,5	32,4	4,6	3,6	2,0	0,7	8,9	29,0	0,6	16,0	3,9	12,6	4,4
<i>Macronyx croceus</i>	52793	M	53,0	25,8	5,9	2,3	6,1	7,5	32,3	4,4	3,7	2,2	0,8	8,4	28,9	0,8	15,9	3,3	12,5	4,1
<i>Macronyx croceus</i>	52806	M	53,0	26,2	6,3	2,4	6,6	7,5	32,8	4,7	3,7	2,1	0,7	10,7	29,4	0,6	15,2	3,6	11,6	4,4
<i>Anthus spinoletta</i>	46586	M	20,7	19,0	4,3	1,7	4,9	7,5	24,6	3,0	2,7	1,5	-	-	22,0	0,7	11,9	2,6	9,3	3,4
<i>Anthus spinoletta</i>	46597	H	23,0	20,5	4,9	1,9	5,8	7,5	26,3	3,5	2,8	1,6	0,9	6,3	-	-	12,5	2,5	9,9	3,4
<i>Anthus spinoletta</i>	46610	M	23,0	20,6	4,8	2,0	6,1	7,5	26,5	3,2	2,9	1,8	0,8	7,3	23,9	0,8	12,6	2,7	9,9	3,1
<i>Anthus spinoletta</i>	57992	M	22,0	20,1	4,8	1,9	5,6	7,5	26,0	3,6	3,0	1,6	0,5	6,9	23,2	0,8	12,5	2,7	9,8	3,3
<i>Motacilla flava</i>	46234	M	17,1	17,6	4,0	1,6	4,2	7,5	23,7	3,0	2,7	1,4	0,6	5,6	21,1	0,5	11,7	2,5	9,2	2,9
<i>Motacilla flava</i>	48300	M	18,0	17,3	3,8	1,6	4,1	7,5	22,9	2,8	2,6	1,4	-	-	21,1	-	11,6	2,1	9,5	2,9
<i>Motacilla cinerea</i>	44455	M	16,5	17,7	3,7	1,7	4,8	7,5	22,9	3,2	2,6	1,4	0,5	6,1	21,0	0,7	11,7	2,0	9,7	2,7
<i>Motacilla cinerea</i>	44471	M	16,1	17,2	4,1	1,7	4,2	7,5	22,9	3,0	2,6	1,4	0,6	5,1	20,7	0,7	11,8	2,3	9,5	3,0
<i>Prunella modularis</i>	44879	H	19,5	16,8	4,0	1,5	4,2	7,5	18,5	2,7	2,2	1,3	0,5	3,2	16,5	0,5	9,7	1,9	7,7	2,7
<i>Prunella modularis</i>	44880	M	18,1	16,4	4,1	1,4	5,1	7,5	18,7	2,9	2,3	1,3	0,5	2,3	16,3	0,4	9,6	2,3	7,4	2,8
<i>Prunella modularis</i>	44895	M	20,7	17,1	4,2	1,5	4,9	7,5	18,9	2,8	2,3	1,3	0,6	4,0	16,7	0,4	10,1	2,4	7,7	2,8
<i>Turdus ruficollis</i>	56784	M	76,0	28,0	6,8	2,9	7,5	7,5	36,1	5,1	4,4	2,4	1,0	8,7	31,8	0,7	19,8	3,9	15,9	4,9
<i>Turdus ruficollis</i>	58048	M	79,4	-	7,2	-	8,3	7,5	35,9	5,1	4,6	2,4	-	-	-	-	19,5	3,9	15,6	5,0
<i>Turdus ruficollis</i>	58076	M	86,3	29,0	6,9	3,0	7,6	7,5	-	5,3	-	2,5	-	-	-	-	19,2	3,8	15,4	5,2
<i>Turdus ruficollis</i>	59994	M	78,0	28,5	6,5	2,7	7,9	7,5	36,4	4,9	4,7	2,6	0,7	7,2	32,7	0,6	19,1	4,1	15,1	5,0
<i>Turdus iliacus</i>	56550	M	61,0	25,1	5,9	2,5	6,2	7,5	31,4	4,4	3,9	2,2	0,8	9,2	27,9	0,7	17,6	3,6	14,0	4,6
<i>Turdus iliacus</i>	56570	H	57,5	23,7	6,1	2,3	6,4	7,5	29,8	4,1	3,7	1,9	0,9	7,3	26,4	0,5	16,7	3,3	13,4	4,1
<i>Turdus iliacus</i>	59607	M	70,0	25,2	6,3	2,4	6,4	7,5	31,8	4,5	4,0	2,2	0,9	4,7	27,9	0,6	16,9	3,7	13,2	4,4
<i>Catharus fuscescens</i>	45998	M	30,3	20,3	5,2	1,9	6,1	7,5	26,4	3,5	3,3	1,6	0,7	3,3	23,5	1,0	13,4	2,8	1,6	3,5
<i>Catharus fuscescens</i>	45999	H	26,1	18,9	4,1	1,8	4,9	7,5	23,8	3,1	2,9	1,5	0,4	4,0	21,5	0,4	12,3	2,7	9,7	3,4
<i>Catharus fuscescens</i>	46000	M	22,5	20,6	4,5	2,0	5,2	7,5	26,1	2,7	3,2	1,6	0,7	4,4	24,2	0,6	14,2	2,9	11,3	3,5
<i>Catharus fuscescens</i>	46001	M	26,1	21,7	5,1	2,1	5,6	7,5	28,4	3,6	3,3	1,8	0,5	7,1	25,1	0,6	13,9	2,7	11,2	4,0

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	anCH	H _{0-absent}	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dHnd	dFap	LT	UTMF	L _{al}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Macronyx croceus</i>	52745	1,4	3,0	3,2	1,6	1,6	-	7,6	3,6	24,7	1,7	1,7	44,7	35,5	25,8	108,5	80,3	132,6	-	89,9
<i>Macronyx croceus</i>	52793	1,6	2,5	2,8	1,5	1,3	-	7,7	3,9	24,3	1,7	1,7	45,2	36,0	26,1	109,2	88,6	122,5	-	89,7
<i>Macronyx croceus</i>	52806	1,4	2,9	3,2	1,6	1,6	4,9	7,4	-	-	1,9	1,8	46,0	37,0	25,6	110,9	86,8	125,5	-	99,0
<i>Anthus spinoletta</i>	46586	1,1	2,3	2,4	1,3	1,8	-	5,9	-	16,3	1,1	1,1	29,6	21,9	23,2	102,9	-	-	-	-
<i>Anthus spinoletta</i>	46597	1,0	2,4	2,2	1,3	0,9	3,2	6,5	-	16,5	1,2	1,1	30,1	22,1	20,0	93,2	61,7	111,2	-	54,5
<i>Anthus spinoletta</i>	46610	1,2	2,0	2,4	1,3	1,1	3,6	6,5	-	16,5	1,2	1,1	31,0	22,6	23,5	88,9	74,0	102,9	-	58,7
<i>Anthus spinoletta</i>	57992	1,1	2,1	2,4	1,1	1,4	3,0	6,3	2,6	16,8	1,2	1,2	29,8	22,2	22,8	98,0	72,7	112,6	-	68,4
<i>Motacilla flava</i>	46234	0,9	2,0	2,2	0,9	1,3	2,9	6,0	-	15,4	1,1	1,1	31,8	23,2	18,6	87,3	60,0	99,1	-	46,2
<i>Motacilla flava</i>	48300	1,1	1,9	2,2	1,1	1,1	3,1	6,6	-	15,9	1,1	0,8	32,4	24,9	18,0	79,6	55,7	102,5	-	40,3
<i>Motacilla cinerea</i>	44455	1,1	1,7	2,2	0,8	1,4	3,2	6,2	-	15,3	1,2	1,1	27,9	20,2	20,5	83,1	53,9	98,3	-	35,7
<i>Motacilla cinerea</i>	44471	1,2	1,8	2,2	1,3	0,9	-	6,4	-	15,0	1,1	1,1	28,0	20,1	20,8	81,4	55,1	103,4	-	40,6
<i>Prunella modularis</i>	44879	0,8	1,9	2,0	1,0	1,2	2,6	5,3	-	17,4	1,2	1,1	29,6	20,7	17,3	67,8	51,1	85,9	-	37,2
<i>Prunella modularis</i>	44880	1,0	1,7	2,1	0,7	1,4	2,4	4,9	2,5	16,7	1,3	1,2	28,5	20,6	17,3	72,8	54,6	89,3	-	36,1
<i>Prunella modularis</i>	44895	0,9	1,8	2,1	1,1	1,0	2,9	5,1	-	18,0	1,4	1,1	29,9	20,8	16,0	69,8	52,0	83,6	-	34,7
<i>Turdus ruficollis</i>	56784	1,9	3,3	3,6	1,6	2,7	4,9	10,3	4,4	28,0	2,2	2,0	47,6	33,1	31,2	131,2	87,7	166,6	408,0	111,5
<i>Turdus ruficollis</i>	58048	1,9	3,1	4,1	2,1	2,1	4,7	-	-	27,7	2,1	2,0	-	31,7	34,3	138,4	87,9	167,4	402,0	111,8
<i>Turdus ruficollis</i>	58076	1,7	3,5	3,9	1,9	2,0	5,0	9,6	-	28,7	2,4	2,2	48,4	33,0	36,2	141,2	91,6	174,4	402,0	126,5
<i>Turdus ruficollis</i>	59994	1,5	3,5	4,0	1,9	2,8	5,5	9,9	-	27,6	1,9	1,8	48,6	33,8	33,9	155,1	86,5	185,9	420,0	143,7
<i>Turdus iliacus</i>	56550	1,7	2,9	3,4	1,6	1,8	4,4	9,1	-	25,0	1,9	1,8	42,6	28,3	29,8	115,9	70,7	143,2	356,0	87,4
<i>Turdus iliacus</i>	56570	1,5	2,5	3,3	1,4	1,9	4,0	8,4	-	23,0	1,8	1,6	39,6	27,8	26,1	113,2	70,9	143,8	351,0	87,4
<i>Turdus iliacus</i>	59607	1,7	2,7	3,2	1,4	1,8	4,4	8,8	3,8	25,8	1,8	1,8	43,5	30,5	30,6	122,5	76,1	142,2	363,0	86,3
<i>Catharus fuscescens</i>	45998	1,3	2,2	2,8	1,2	1,7	3,5	7,5	3,0	21,1	1,3	1,3	38,7	29,6	23,9	99,7	66,9	125,7	-	65,6
<i>Catharus fuscescens</i>	45999	1,2	2,2	2,5	1,0	1,6	3,3	6,8	-	19,6	1,5	1,3	35,8	26,9	22,5	95,5	60,1	111,5	-	58,8
<i>Catharus fuscescens</i>	46000	1,5	2,6	3,0	1,2	1,8	3,7	-	-	20,8	1,4	1,3	39,9	30,0	27,1	103,5	70,9	127,3	-	68,6
<i>Catharus fuscescens</i>	46001	1,4	2,7	3,0	1,2	1,8	3,5	7,6	3,2	22,2	1,7	1,5	39,8	31,5	25,8	107,5	66,9	132,1	-	72,8

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHm	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMcd	HCMC
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	56436	M	34,5	19,7	4,4	1,8	4,4	7,5	24,4	3,2	3,0	1,6	0,5	5,6	21,8	0,4	13,9	3,0	1,9	3,5
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	56679	H	34,7	19,0	4,5	1,7	4,1	7,5	23,5	3,2	2,8	1,4	0,6	4,4	20,9	0,5	13,1	2,7	1,3	3,5
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	56685	M	33,2	20,2	4,7	1,8	4,8	7,5	25,3	3,3	3,1	1,6	0,7	6,2	22,5	0,4	13,9	3,1	1,8	3,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	44517	M	10,0	13,0	3,5	1,3	3,4	7,5	16,9	2,4	2,2	1,1	0,5	2,6	14,8	0,2	9,0	1,9	7,1	2,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	44518	M	9,9	13,0	3,2	1,3	3,6	7,5	17,5	2,0	2,1	1,0	0,4	4,0	15,7	0,3	9,9	1,9	7,9	2,1
<i>Phylloscopus trochilus</i>	44898	H	8,8	11,9	3,0	1,1	3,2	7,5	15,6	1,9	1,9	0,9	0,4	2,6	13,9	0,3	8,5	1,8	6,7	2,0
<i>Monticola saxatilis</i>	57835	M	47,0	23,9	5,9	2,3	6,4	7,5	30,9	4,1	3,8	2,0	0,9	8,4	27,5	1,1	17,1	3,6	13,5	4,4
<i>Monticola saxatilis</i>	60159	M	45,3	23,9	6,3	2,3	7,0	7,5	32,2	4,4	3,9	2,2	-	-	28,4	1,1	-	-	-	-
<i>Oenanthe oenanthe</i>	44209	M	24,5	19,1	4,7	1,8	5,9	7,5	26,8	3,1	3,1	1,6	0,7	6,2	24,4	0,5	14,0	2,6	11,4	2,9
<i>Oenanthe oenanthe</i>	44524	H	23,1	18,6	4,7	1,8	5,2	7,5	25,5	3,0	3,0	1,5	0,6	6,2	23,6	0,5	13,7	2,7	2,0	2,9
<i>Oenanthe oenanthe</i>	44525	M	27,8	19,3	4,5	1,9	5,6	7,5	27,1	3,2	3,2	1,6	0,6	5,6	24,7	0,7	14,4	2,8	11,6	3,7
<i>Erihacus rubecula</i>	44883	H	16,4	16,2	4,1	1,6	4,1	7,5	20,7	2,6	2,5	1,3	0,5	1,6	18,4	0,5	10,0	2,1	7,9	2,8
<i>Erihacus rubecula</i>	44884	M	18,4	15,4	4,3	1,4	4,2	7,5	19,3	2,5	2,4	1,2	0,5	1,6	17,3	0,4	9,6	2,1	7,5	2,7
<i>Erihacus rubecula</i>	44901	M	16,0	15,5	3,9	1,5	4,2	7,5	18,9	2,4	2,3	1,2	0,6	3,6	16,9	0,5	9,1	-	9,5	2,7
<i>Arenarius minor</i>	57477	H	15,0	16,9	4,2	1,9	4,3	7,5	24,3	2,9	2,9	1,5	0,5	5,2	21,9	0,3	12,7	2,5	1,2	3,3
<i>Arenarius minor</i>	57539	H	14,0	16,3	4,4	1,8	4,5	7,5	23,9	2,8	2,8	1,5	0,6	3,8	21,6	0,7	-	-	-	3,3
<i>Arenarius superciliosus</i>	57688	M	38,5	22,2	5,4	2,3	5,9	7,5	28,3	3,9	3,4	2,0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Arenarius personatus</i>	57691	H	39,4	20,6	5,4	2,3	5,4	7,5	28,0	4,1	3,4	1,9	0,7	5,1	24,8	0,4	16,3	3,1	13,2	4,1
<i>Sturnus vulgaris</i>	56492	H	75,0	26,8	6,2	2,8	6,6	7,5	33,1	4,8	4,2	2,5	1,3	8,3	29,3	0,7	18,6	4,1	14,5	4,8
<i>Sturnus vulgaris</i>	56493	M	69,0	26,9	6,4	2,7	6,7	7,5	33,6	4,5	4,3	2,4	1,2	9,5	29,2	0,6	19,1	4,2	14,9	4,9
<i>Sturnus vulgaris</i>	56688	H	74,0	27,3	6,2	2,8	6,1	7,5	-	-	4,9	4,0	-	-	-	-	19,1	4,0	15,9	5,1
<i>Sturnus vulgaris</i>	79098	M	68,5	27,9	6,3	2,6	6,2	7,5	-	-	4,9	4,2	2,3	-	-	-	19,2	3,8	15,4	4,8
<i>Lanius minor</i>	56649	M	43,2	24,3	5,4	2,2	6,6	7,5	30,5	3,8	3,6	1,9	0,7	6,3	27,4	0,6	16,6	3,9	12,8	4,5
<i>Lanius minor</i>	56650	M	40,0	23,5	5,7	2,1	6,1	7,5	29,4	3,9	3,6	1,8	0,9	9,4	26,2	0,6	15,8	3,5	12,3	4,3
<i>Lanius minor</i>	56651	M	43,4	24,4	5,9	2,1	6,1	7,5	30,6	3,8	3,8	1,8	0,8	6,4	27,4	0,7	16,9	3,7	13,2	4,2

Especie	Ref. Museo	HCmCa	HCmCp	DCMC	dHmCII	H _{max} stern	LDI	LDH	LDH ₂	LF	dHmI	dHap	LT	L _{MT}	L _{st}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	56436	1,3	2,2	2,6	1,3	1,3	-	7,6	-	24,5	1,8	1,6	42,9	30,7	24,7	100,8	62,1	127,4	296,0	70,1
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	56679	1,3	2,2	2,5	1,2	1,3	3,9	7,2	3,4	22,6	1,6	1,5	39,1	28,1	25,7	97,7	63,0	127,1	291,0	66,2
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	56685	1,5	2,2	2,8	1,2	1,6	4,0	7,2	3,6	24,4	1,7	1,6	43,2	31,2	25,7	99,1	60,9	122,2	310,0	63,3
<i>Phylloscopus trochilus</i>	44517	0,9	1,6	2,0	0,8	1,2	-	5,1	2,8	13,3	0,9	0,9	26,3	19,4	15,7	70,2	49,6	80,0	-	29,9
<i>Phylloscopus trochilus</i>	44518	0,9	1,2	1,9	1,2	0,7	2,5	5,4	2,8	13,5	1,0	0,8	26,6	19,8	15,3	-	-	-	-	-
<i>Phylloscopus trochilus</i>	44898	0,7	1,3	1,7	0,8	0,8	2,1	4,6	2,5	12,7	0,8	0,8	24,7	18,1	15,2	61,9	43,4	75,4	-	27,6
<i>Monticola saxatilis</i>	57835	1,4	2,9	3,4	1,5	1,9	4,1	9,1	4,6	23,5	1,7	1,5	39,4	27,9	26,5	123,7	74,2	144,6	-	83,4
<i>Monticola saxatilis</i>	60159	-	-	-	-	-	-	9,2	4,2	23,1	1,9	1,6	-	26,8	24,3	127,2	67,3	153,1	361,0	93,5
<i>Oenanthe oenanthe</i>	44209	1,2	1,7	2,7	1,1	1,6	-	7,9	-	18,1	1,3	1,1	35,6	27,8	21,7	94,3	60,9	118,9	-	59,4
<i>Oenanthe oenanthe</i>	44524	1,2	1,8	2,6	1,2	1,4	-	7,2	-	17,8	1,2	1,3	35,7	27,8	22,2	93,4	56,1	115,9	-	53,4
<i>Oenanthe oenanthe</i>	44525	1,3	2,4	2,7	1,5	1,2	3,5	7,7	-	18,0	1,4	1,3	35,1	28,3	22,4	96,2	65,4	119,6	-	57,3
<i>Erihacus rubecula</i>	44883	0,9	1,9	2,1	1,0	1,5	2,3	5,1	2,5	16,3	1,1	1,1	33,3	26,1	18,0	69,6	51,5	87,2	-	37,0
<i>Erihacus rubecula</i>	44884	1,1	1,6	2,0	0,8	1,2	2,5	5,2	2,5	15,9	1,2	1,2	31,0	25,3	-	72,0	50,9	95,7	-	42,6
<i>Erihacus rubecula</i>	44901	0,8	1,9	-	0,8	-	2,1	4,7	-	16,1	1,2	1,1	31,8	25,4	19,5	72,1	52,2	87,8	-	38,6
<i>Arenarius minor</i>	57477	0,9	2,4	2,5	1,2	1,3	3,4	7,4	3,2	13,5	1,1	1,1	-	13,5	20,7	106,4	60,4	123,4	301,0	50,1
<i>Arenarius minor</i>	57539	1,1	2,2	-	0,9	-	3,2	7,8	3,5	12,9	1,1	1,1	20,1	13,0	22,0	106,0	55,5	124,1	295,0	50,7
<i>Arenarius superciliosus</i>	57688	-	-	-	1,8	-	-	9,7	4,8	19,5	1,6	1,5	31,5	19,4	26,7	125,6	70,6	154,1	365,0	84,7
<i>Arenarius personatus</i>	57691	1,5	2,6	-	1,6	-	3,6	9,0	4,3	18,7	1,6	1,5	29,9	19,0	26,2	120,2	61,6	137,8	348,0	66,5
<i>Sturnus vulgaris</i>	56492	1,8	3,4	3,7	2,1	1,6	5,4	10,1	5,0	25,6	2,1	2,0	45,1	29,4	33,0	125,0	75,8	157,1	382,0	101,2
<i>Sturnus vulgaris</i>	56493	1,6	3,3	3,5	2,0	1,5	5,3	10,2	4,8	25,2	2,0	1,9	45,3	30,0	33,7	127,2	73,2	149,9	390,0	92,7
<i>Sturnus vulgaris</i>	56688	1,9	3,2	3,6	1,8	1,8	-	10,4	4,9	26,0	2,0	1,9	45,6	30,0	-	-	-	-	-	-
<i>Sturnus vulgaris</i>	79098	1,9	2,9	3,8	1,8	1,9	-	10,1	-	26,4	2,0	2,0	46,4	30,0	33,8	126,7	71,2	146,4	329,0	91,2
<i>Lanius minor</i>	56649	1,7	2,8	3,4	1,4	2,0	-	9,0	-	22,6	1,7	1,6	37,0	24,6	29,2	122,0	72,9	150,1	350,0	89,3
<i>Lanius minor</i>	56650	1,3	2,9	2,9	1,3	1,6	4,2	8,6	4,7	21,3	1,6	1,6	35,3	22,9	29,3	120,9	73,2	145,6	-	89,2
<i>Lanius minor</i>	56651	1,7	2,6	3,0	1,4	1,6	4,1	9,1	5,1	22,7	1,6	1,6	36,5	24,3	28,0	121,5	69,8	150,7	-	87,4

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Ref. Museo	Sexo	M	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHem	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HMC
<i>Parus major</i>	38663	H	14,4	17,0	4,4	1,6	5,1	7,5	19,9	2,0	2,5	1,4	0,5	3,4	18,2	0,6	10,0	2,2	7,7	3,1
<i>Parus major</i>	46368	M	14,9	16,4	4,4	1,5	5,1	7,5	19,0	2,7	2,4	1,1	0,6	3,4	17,0	0,7	9,1	2,2	6,9	2,7
<i>Parus major</i>	46511	M	16,4	16,3	4,5	1,5	5,1	7,5	19,3	2,6	2,4	1,3	0,6	3,1	17,0	0,6	9,1	2,2	6,9	2,8
<i>Emberiza schoeniclus</i>	44886	H	16,5	17,2	4,0	1,5	4,6	7,5	21,1	2,9	2,4	1,3	0,5	5,1	18,8	0,4	10,5	2,2	8,3	2,6
<i>Emberiza schoeniclus</i>	44893	M	20,9	17,9	4,3	1,7	4,1	7,5	22,2	3,3	2,8	1,4	0,6	3,2	19,7	0,5	11,3	2,3	9,0	3,2
<i>Emberiza schoeniclus</i>	56856	M	27,0	19,4	5,3	1,8	4,3	7,5	23,7	3,6	2,9	1,5	-	-	-	-	11,9	2,6	9,3	3,3
<i>Emberiza schoeniclus</i>	MNCN 18940	M	16,0	18,5	4,3	1,7	5,5	7,5	22,3	2,5	2,7	1,5	0,6	3,3	19,4	0,8	11,1	-	-	3,2
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	57930	M	51,1	23,5	6,0	2,2	6,3	7,5	28,4	4,0	3,6	1,9	1,0	9,0	24,9	0,5	15,2	3,5	11,8	4,5
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	57943	M	50,6	23,5	5,4	2,3	5,2	7,5	28,0	4,2	3,6	2,1	1,0	9,0	24,7	0,5	15,2	3,3	11,9	4,1
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	58079	M	48,2	23,9	5,7	2,3	5,9	7,5	28,8	3,9	3,8	2,0	1,1	10,2	25,5	0,6	15,3	3,9	11,5	4,6
<i>Carpodacus erythrurus</i>	43877	M	24,7	17,6	4,8	1,7	4,5	7,5	22,8	3,0	2,9	1,6	0,6	3,9	20,3	0,4	12,4	2,6	9,8	3,4
<i>Carpodacus erythrurus</i>	44197	M	22,0	17,6	4,5	1,8	5,0	7,5	22,3	2,9	2,8	1,6	0,7	4,1	19,9	0,4	-	-	-	3,3
<i>Carpodacus erythrurus</i>	46370	M	22,6	17,2	4,1	1,7	4,2	7,5	22,2	2,9	2,7	1,5	0,7	5,0	19,9	0,4	11,4	2,2	9,2	2,7
<i>Carpodacus erythrurus</i>	46373	M	24,6	17,8	4,5	1,7	4,1	7,5	22,0	2,9	2,7	1,4	0,6	5,2	19,6	0,4	11,4	2,6	8,8	3,1
<i>Quiscalus major</i>	45730	M	190,0	40,5	9,5	3,3	10,0	7,5	49,2	7,4	5,8	3,1	1,6	12,7	43,7	0,9	25,8	5,1	2,8	6,8
<i>Quiscalus major</i>	45857	M	180,0	40,0	9,0	3,4	10,5	7,5	47,9	6,5	5,6	3,0	1,4	13,4	42,2	1,0	24,9	5,2	19,7	6,7
<i>Quiscalus major</i>	55190	M	176,2	42,2	10,2	3,4	11,7	7,5	-	6,9	5,9	3,2	-	-	44,0	1,7	26,6	5,6	21,1	7,0
<i>Sturnella magna</i>	45310	M	98,0	30,9	6,7	2,8	7,3	7,5	34,7	5,2	4,1	2,5	1,1	8,8	30,5	1,0	17,4	7,6	9,8	4,8
<i>Sturnella magna</i>	45312	M	93,8	31,0	6,7	2,7	7,3	7,5	36,4	4,7	4,2	2,4	1,0	8,8	32,4	0,7	19,1	7,7	11,4	5,0
<i>Sturnella magna</i>	45315	M	104,0	31,7	7,3	2,7	8,4	7,5	36,1	5,1	4,2	2,5	0,9	10,5	31,7	0,9	18,4	8,0	1,4	4,9

Especie	Ref. Museo	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCH	H _{max} -dMCH	LDI	LDL _i	LDL _e	LF	dfln	dflap	LT	L/NMT	L _{tot}	c _{max}	c	Lw	B	Sw
<i>Parus major</i>	38663	0,9	2,2	2,0	1,0	1,5	2,4	5,3	2,8	15,4	1,2	1,1	27,6	20,1	19,3	74,6	-	-	-	-
<i>Parus major</i>	46368	0,9	1,8	2,2	1,0	1,1	2,5	4,6	-	15,2	1,2	1,1	27,2	18,6	16,9	70,1	56,8	78,0	-	38,7
<i>Parus major</i>	46511	0,9	1,9	2,2	1,0	1,2	-	4,8	-	15,2	1,3	1,2	27,8	19,0	17,1	69,4	55,1	81,7	-	41,6
<i>Emberiza schoeniclus</i>	44886	0,8	1,7	1,5	0,9	0,6	2,7	5,3	4,4	15,8	1,1	1,1	28,0	19,5	18,7	72,4	61,8	91,9	-	40,7
<i>Emberiza schoeniclus</i>	44893	1,0	2,2	2,4	0,9	1,5	3,1	5,5	-	16,1	1,1	1,1	27,4	19,1	19,9	79,5	66,9	99,5	-	48,7
<i>Emberiza schoeniclus</i>	56856	1,3	2,0	2,4	1,1	1,3	3,3	6,0	-	18,6	1,4	1,3	31,1	21,4	20,6	82,3	66,2	105,7	259,0	58,3
<i>Emberiza schoeniclus</i>	MNCN 18940	1,2	2,5	2,1	0,9	1,2	3,1	5,8	2,4	17,2	1,3	1,2	28,8	19,2	-	-	-	-	-	-
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	57930	1,8	2,7	3,2	1,5	1,7	3,9	8,2	2,8	22,4	1,7	1,6	35,5	22,3	24,3	102,9	73,2	132,7	328,0	74,4
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	57943	1,5	2,7	3,2	1,4	1,8	4,1	7,6	3,7	22,2	1,8	1,7	34,5	21,7	24,7	95,8	71,1	125,9	322,0	65,2
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	58079	1,5	3,6	3,1	1,6	1,5	-	-	-	22,5	1,9	1,5	35,3	22,5	24,1	103,4	69,8	127,0	-	63,9
<i>Carpodacus erythrurus</i>	43877	1,3	2,9	2,4	1,3	1,9	-	7,1	-	17,2	1,3	1,2	29,8	18,6	21,4	80,4	59,3	101,2	-	49,7
<i>Carpodacus erythrurus</i>	44197	1,2	2,2	2,2	1,4	0,8	3,3	6,1	3,1	16,9	1,3	1,2	-	17,2	21,1	81,1	60,7	101,1	-	43,4
<i>Carpodacus erythrurus</i>	46370	0,9	1,8	2,5	0,9	1,6	2,9	6,2	2,5	16,6	1,2	1,2	28,2	17,9	19,3	79,9	59,9	103,3	-	48,3
<i>Carpodacus erythrurus</i>	46373	1,1	2,0	2,3	1,1	1,2	3,4	6,2	2,1	16,6	1,2	1,1	28,0	18,1	22,0	75,1	-	-	-	-
<i>Quiscalus major</i>	45730	2,3	4,5	4,6	2,3	2,3	6,6	12,5	6,3	38,6	2,8	2,7	69,3	48,7	41,0	178,1	116,6	220,0	-	218,2
<i>Quiscalus major</i>	45857	2,2	4,5	4,6	2,3	2,4	6,9	11,8	5,6	38,3	2,9	2,8	67,9	47,9	44,7	167,9	129,8	215,7	-	209,7
<i>Quiscalus major</i>	55190	2,4	4,5	5,0	2,8	2,1	-	12,9	6,7	39,3	3,2	2,8	71,4	48,8	44,8	171,6	124,5	224,9	-	222,3
<i>Sturnella magna</i>	45310	1,8	3,7	7,3	1,9	5,4	5,1	9,3	4,4	31,9	2,4	2,2	54,9	40,5	40,5	108,6	96,7	141,6	-	98,4
<i>Sturnella magna</i>	45312	1,8	3,2	7,4	2,1	5,3	5,2	8,9	5,1	32,3	2,3	2,2	57,1	43,3	28,1	109,1	95,0	143,0	-	94,0
<i>Sturnella magna</i>	45315	1,7	3,2	7,0	1,8	5,2	5,7	8,9	-	-	-	-	55,6	40,5	29,2	112,7	87,9	145,0	-	98,9

ANEXO 2

Base de datos de los especímenes de aves extintas del Mesozoico que han sido analizados en esta memoria. Los códigos de referencia de los especímenes corresponden con las siguientes instituciones: V – Institute of Vertebrate Paleontology and Paleonantropology; BMNH – British Museum of Natural History; HMN – Humboldt Museum für Naturkunde; JM – Jura Museum ; WDC – Wisconsin Dinosaur Center; BMMS - Bürgermeister Müller Museum; DNHM - Dalian Natural History Museum; MCFO – Museo Cosmocaixa de Alcobendas; NIGPAS - Nanjing Institute of Geology and Paleontology, Chinese Academy of Sciences; LH – Las Hoyas, Museo de Ciencias de Castilla La Mancha; PKUP - Peking University Paleontological Collection; CAGS – Chinese Academy of Geological Sciences; YPM – Yale Peabody Museum; IGM - Institute of Geology, Mongolian Academy of Sciences. Los números en superíndice indican las fuentes de las que se han obtenido las fotografías en aquellos especímenes que no se han estudiado directamente: ¹ Wellnhofer 2008; ² Provini *et al.* 2009; ³ Imágenes cedidas por Jingmai O'Connor; ⁴ Zhang *et al.* 2004; ⁵ O'Connor *et al.* 2010; ⁶ Clarke 2004; ⁷ Clarke y Norell 2002. Además, las fotografías de *Eoconfuciusornis zhenghi* han sido cedidas por Luis Chiappe. *Especimen estudiado desde un molde. Todas las medidas están tomadas en mm. Abreviaturas de las variables definidas en el Capítulo 2 (ap. 2.1).

Especie	IVPP ID	LH	cdH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHcm	ULcm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMcd	HCMC
<i>Anchiornis hualleyi</i>	V unnumbered	44,1	5,4	3,8	10,3	5,0	38,6	3,3	3,4	2,6	1,0	13,9	37,5	2,2	23,7	9,9	13,8	5,2
<i>Anchiornis hualleyi</i>	V 14378	40,9	5,9	3,7	10,5	4,0	37,7	3,7	3,5	4,0	1,8	-	34,9	1,6	21,3	8,6	12,7	5,4
<i>Microaptor gui</i>	V 13352	86,8	-	5,7	27,5	9,8	71,0	8,3	7,3	5,0	2,8	24,2	68,6	2,4	49,4	16,1	33,3	12,5
<i>Microaptor gui</i>	V 13320	57,9	6,9	3,8	-	-	47,0	7,4	5,5	4,5	-	-	45,1	2,1	34,9	11,2	23,8	8,9
<i>Sinornithosaurus millenii</i>	V 12811	134,1	16,5	9,9	34,1	16,8	110,6	-	-	7,0	-	-	-	3,9	-	-	-	13,7
<i>Archaeopteryx lithographica</i> (London)	BMNH 37001 ¹	74,6	-	4,3	27,0	8,1	67,2	-	6,6	3,7	2,7	24,9	64,7	2,5	-	-	-	-
<i>A. lithographica</i> (Berlin)	HMN 1880/1881 ¹	63,5	-	3,8	20,1	-	55,0	4,4	5,4	2,5	1,9	19,4	54,4	2,0	30,4	10,3	2,5	7,4
<i>A. lithographica</i> (Eichstätt)	JM 2257 ¹	41,5	-	2,7	-	-	36,5	-	-	1,8	-	-	35,0	1,2	19,7	6,9	12,8	5,0
<i>A. lithographica</i> ("Chicken Wing")	col. privada ¹	70,2	-	5,6	23,6	-	61,7	-	-	3,1	2,2	21,4	60,5	2,2	34,3	12,0	22,3	9,3
<i>A. lithographica</i> (Theropod)	WDC-CSG-100 ¹	56,9	-	3,1	19,7	6,9	50,9	4,7	5,0	2,2	2,3	19,0	48,4	1,8	26,0	9,0	17,6	6,5
<i>A. lithographica</i> (Theropod)	BMMS 500 ¹	83,0	11,0	6,8	-	-	74,0	7,5	-	4,5	3,8	28,4	73,6	3,5	40,3	12,9	27,5	12,5
<i>Jeholornis prima</i>	V 13274	109,4	17,6	9,5	43,6	14,0	108,1	10,6	-	7,4	3,9	39,3	103,6	5,0	56,6	18,2	38,4	12,8
<i>Jeholornis prima</i>	V 13353	89,0	16,2	7,7	34,6	11,2	88,8	9,4	-	6,5	2,8	33,0	85,7	4,2	47,1	14,7	32,4	12,4
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 12698	132,0	16,9	8,6	47,6	12,2	133,8	9,3	8,2	6,3	5,2	29,2	132,1	3,9	62,5	17,2	45,3	13,0
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 13275	122,5	16,5	8,9	44,1	11,1	122,4	11,8	9,3	6,5	-	-	117,8	5,3	59,5	17,6	42,0	13,4
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 13276	118,3	17,1	8,4	40,6	8,7	123,9	9,2	8,9	7,7	4,6	28,4	122,1	3,4	58,6	19,5	39,1	11,6
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 13396	93,7	12,3	7,5	32,8	10,2	90,5	-	-	5,8	2,2	20,2	89,5	4,0	40,4	11,9	28,5	11,7
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	DNHM 3078 ²	98,4	11,1	5,7	33,7	8,4	97,0	7,7	7,7	5,1	3,7	23,6	92,1	3,6	45,1	14,2	3,9	9,4
<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i>	V 11977	40,3	5,5	3,2	16,5	7,0	35,7	5,2	4,8	3,2	-	-	33,2	2,1	20,2	8,7	11,5	7,4
<i>Confuciusornis sp</i>	V 11370	73,9	14,3	7,6	32,9	14,0	58,1	9,3	7,1	5,1	2,1	24,1	55,7	3,4	34,7	14,0	2,6	15,4
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11372	52,6	11,3	5,3	22,1	8,4	47,2	5,9	5,7	4,1	1,5	20,8	45,0	2,2	26,8	12,4	14,4	11,0
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11374	53,3	12,0	5,9	21,2	11,1	46,1	7,6	5,9	4,1	1,3	16,7	43,4	2,5	25,5	11,4	14,2	10,7

Especie	IVPP ID	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCH	H _{max} -dMCH	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dHml	dFap	LT	LTMT	C _{max}	c	I _{prim}	HAF
<i>Anchiornis hualleyi</i>	V unnumbered	2,0	3,2	3,5	1,9	1,7	17,0	12,1	14,7	48,3	-	4,6	74,8	37,7	-	-	-	-
<i>Anchiornis hualleyi</i>	V 14378	2,1	3,3	3,1	1,0	2,6	16,0	10,7	16,7	44,6	4,0	-	67,8	37,8	-	-	-	-
<i>Microaptor gui</i>	V 13352	4,1	8,4	6,7	3,4	3,4	27,4	20,9	21,8	97,7	-	5,3	127,3	67,4	269,4	-	-	-
<i>Microaptor gui</i>	V 13320	3,2	5,8	4,3	2,6	1,7	20,6	14,3	-	61,9	-	5,7	78,9	47,2	160,1	-	-	-
<i>Sinornithosaurus millenii</i>	V 12811	7,3	6,4	-	4,8	-	40,5	32,2	34,5	-	10,6	-	-	93,7	-	-	-	-
<i>Archaeopteryx lithographica</i> (London)	BMNH 37001 ¹	-	-	-	3,2	-	-	-	25,5	61,0	-	3,8	80,7	44,1	-	-	-	-
<i>A. lithographica</i> (Berlin)	HMN 1880/1881 ¹	2,8	4,6	4,4	2,2	2,2	20,4	15,5	19,4	52,6	-	3,5	68,5	37,0	166,1	129,8	112,0	-
<i>A. lithographica</i> (Eichstätt)	JM 2257 ¹	1,8	3,2	2,8	-	-	15,6	10,2	15,1	37,0	-	3,3	52,5	30,2	-	-	76,2	-
<i>A. lithographica</i> ("Chicken Wing")	col. privada ¹	3,4	5,9	6,3	3,4	3,0	22,5	16,5	21,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. lithographica</i> (Theropod)	WDC-CSG-100 ¹	2,8	3,7	4,1	1,4	2,7	19,5	12,8	18,6	50,3	-	3,2	74,6	39,6	-	-	107,0	-
<i>A. lithographica</i> (Theropod)	BMMS 500 ¹	3,7	8,8	8,3	3,6	4,8	28,4	20,1	27,5	67,0	-	6,5	92,0	47,5	-	-	-	-
<i>Jeholornis prima</i>	V 13274	5,3	7,5	12,6	4,9	7,7	31,4	24,0	23,5	75,5	7,3	-	94,6	37,2	-	-	-	5,2
<i>Jeholornis prima</i>	V 13353	3,5	8,9	11,4	4,3	7,7	25,4	20,6	19,3	62,1	6,4	6,7	78,6	44,6	317,6	-	230,6	-
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 12698	4,4	8,6	6,8	4,3	2,6	25,9	32,3	33,1	80,8	6,2	-	83,5	44,6	-	-	-	-
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 13275	5,6	7,8	6,9	4,6	2,2	29,0	24,8	24,3	73,5	-	6,8	81,2	45,1	-	-	-	-
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 13276	4,9	6,7	6,5	4,2	2,3	29,6	30,1	27,0	72,6	7,6	-	85,4	41,7	-	-	-	-
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	V 13396	4,3	7,4	5,9	4,2	1,6	24,3	23,0	21,0	56,9	5,6	-	66,6	32,7	-	-	-	-
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	DNHM 3078 ²	3,6	5,9	5,4	3,5	2,0	24,0	23,0	19,7	56,6	-	3,9	63,4	30,9	246,8	179,3	168,2	-
<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i>	V 11977	3,4	4,2	4,2	2,3	1,9	15,9	15,2	16,2	35,8	-	3,6	42,1	23,1	147,7	-	99,9	-
<i>Confuciusornis sp</i>	V 11370	5,4	1,0	8,1	4,3	3,8	24,9	23,4	25,9	60,0	6,5	-	69,9	32,7	-	-	-	-
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11372	4,6	6,4	5,3	2,9	2,4	18,8	18,1	21,1	45,1	-	4,6	53,8	25,2	-	-	52,0	-
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11374	4,5	6,3	6,5	3,5	3,3	20,2	18,6	21,0	46,5	5,6	-	53,8	26,8	230,9	-	175,3	-

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	IVPP ID	LH	cdH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHm	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11375	53.3	11.4	5.2	21.0	10.7	44.7	7.0	4.5	4.1	2.2	15.3	43.0	2.4	25.4	11.5	13.9	-
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11640 *	64.6	12.0	6.1	27.7	13.0	54.8	7.9	6.0	5.1	1.3	18.3	54.9	3.1	32.8	15.1	17.7	13.0
<i>Confuciusornis sanctus</i>	MCFO-0374	54.3	10.1	5.2	21.4	16.1	44.7	6.8	6.0	3.9	-	-	42.6	2.3	26.9	12.7	14.2	11.1
<i>Pengornis houi</i>	V 15336	65.2	12.1	5.7	22.6	9.4	70.6	7.0	7.3	4.8	3.4	17.9	67.1	-	31.3	-	-	-
<i>Cathayornis yandica</i>	V 9169	28.1	5.5	2.2	9.4	3.8	29.3	3.1	2.7	2.2	1.4	8.3	-	1.5	12.8	4.0	8.8	3.5
<i>Cuspirostrisornis houi</i>	V 10897	29.0	5.3	2.6	10.1	3.6	31.2	3.8	3.4	2.1	1.4	6.3	29.3	1.4	13.7	3.5	1.3	4.1
<i>Eoathayornis walkeri</i>	V 10916	24.7	5.3	2.6	9.6	2.2	25.9	2.6	3.2	1.8	1.1	9.4	24.6	1.4	12.1	3.6	8.5	3.6
<i>Eoanantornis buhléri</i>	V 11537	29.6	4.2	2.6	11.8	3.3	31.1	2.8	2.4	2.6	-	-	29.5	1.3	11.9	4.4	7.5	3.7
<i>Largirostromis sexdentornis</i>	V 10531	30.9	6.0	2.4	12.4	6.2	-	3.6	-	2.7	-	-	-	1.3	-	-	-	-
<i>Longchengornis sanyanensis</i>	V 10530	30.7	4.8	2.7	-	5.0	31.0	3.7	2.3	2.1	-	-	30.3	1.4	14.5	4.5	10.0	3.8
<i>Otogornis genghisii</i>	V 9607	36.5	7.0	3.7	13.4	6.8	42.8	4.9	3.5	2.5	-	-	37.6	1.6	18.0	-	-	2.7
<i>Longirostris hani</i>	V 11309	23.6	3.7	2.3	6.9	2.9	25.4	-	2.6	1.5	-	-	24.1	0.9	9.9	3.8	6.1	3.2
<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12325	43.4	7.7	4.4	17.2	5.0	43.9	4.4	-	3.4	1.4	11.3	43.8	2.3	20.8	6.8	14.5	4.9
<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12552	6.7	6.7	3.2	-	-	40.6	4.8	-	3.1	-	-	37.0	1.7	17.0	5.3	11.7	4.7
<i>Rapaxavis pani</i>	DNHM D2522 ³	22.7	4.3	2.2	7.5	2.7	23.7	2.3	2.6	2.1	1.2	5.2	22.9	1.3	8.8	3.1	5.7	2.7
<i>Protopteryx fengtingensis</i>	V 11665	28.1	3.7	2.4	10.4	3.6	27.0	2.5	2.5	2.0	1.4	7.2	25.9	1.2	14.5	4.5	10.0	3.3
<i>Vescomis hebeiensis</i>	NICPAS 130722 ⁴	23.3	4.6	2.1	8.7	3.0	24.1	2.0	2.4	1.9	1.1	4.4	23.0	0.9	11.7	3.5	8.2	3.0
<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	32.6	-	1.9	10.8	3.6	32.6	4.1	-	2.5	1.7	6.3	-	1.3	14.4	-	-	-
<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	25.3	4.2	2.0	10.3	2.9	30.0	2.2	2.3	1.9	1.1	8.6	27.8	0.9	8.4	-	-	-
<i>Archaeorhynchus spathula</i>	V 14287	53.7	8.3	4.4	23.9	5.6	56.9	4.2	5.0	3.7	3.4	13.0	55.4	2.8	26.6	7.5	19.2	7.1
<i>Yixianornis grabaui</i>	V 12631	49.3	8.3	4.2	20.5	-	50.4	5.4	5.0	3.1	3.4	14.5	46.3	2.4	25.9	7.3	18.7	6.9
<i>Zhongjianornis yangi</i>	V 15900	69.9	10.3	6.4	32.4	8.8	75.2	7.2	6.8	4.3	4.1	16.5	69.2	3.2	32.3	11.2	21.2	8.3
<i>Yanornis martini</i>	V 12558	79.5	12.5	5.5	34.3	9.2	80.7	7.7	7.1	4.4	3.8	21.1	76.6	3.5	34.9	10.8	24.1	9.6
<i>Yanornis martini</i>	V 10996	78.9	13.2	6.5	40.6	10.2	79.7	6.8	7.9	4.0	4.2	34.3	77.6	3.3	40.5	12.3	28.2	-

Especie	IVPP ID	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCH	H _{m-dmch}	LDI	LDH ₁	LDH ₂	LF	dH ₁	dFap	LT	LTNT	c _{max}	c	Lprim	HAF
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11375	4.3	6.5	7.1	3.6	3.5	20.1	18.5	21.7	45.9	5.1	5.1	53.6	26.0	-	155.2	-	-
<i>Confuciusornis sanctus</i>	V 11640 *	6.5	6.5	7.4	3.5	3.9	24.8	21.7	24.1	54.6	-	6.3	64.2	30.8	274.4	-	195.9	-
<i>Confuciusornis sanctus</i>	MCFO-0374	5.4	5.7	5.7	3.6	2.6	21.2	18.5	21.0	43.6	-	5.5	52.1	25.1	222.1	-	174.2	-
<i>Pengornis houi</i>	V 15336	-	-	7.3	3.3	3.9	-	15.8	-	47.7	4.2	-	49.6	26.3	-	-	-	-
<i>Cathayornis yandica</i>	V 9169	1.1	2.4	2.4	1.6	0.9	5.1	7.3	4.2	24.0	2.5	-	29.6	-	-	-	-	-
<i>Cuspirostrisornis houi</i>	V 10897	1.3	2.9	1.9	1.5	0.4	-	-	-	27.0	2.6	-	32.5	18.8	-	-	-	-
<i>Eoathayornis walkeri</i>	V 10916	1.1	2.5	2.5	1.0	1.5	4.6	6.6	4.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eoanantornis buhléri</i>	V 11537	1.4	2.4	-	1.4	-	6.0	6.5	4.4	27.1	3.1	-	32.1	19.0	95.3	-	71.2	-
<i>Largirostromis sexdentornis</i>	V 10531	-	-	-	-	-	-	-	-	26.0	1.6	2.5	32.9	19.0	-	-	-	-
<i>Longchengornis sanyanensis</i>	V 10530	1.5	2.3	2.7	1.5	1.2	5.4	-	-	26.2	2.7	-	33.4	17.5	-	-	-	-
<i>Otogornis genghisii</i>	V 9607	-	-	2.6	1.0	1.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Longirostris hani</i>	V 11309	0.8	2.4	2.4	1.2	1.2	-	4.7	3.7	19.9	1.7	-	25.2	14.0	109.5	75.9	91.2	-
<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12325	1.9	3.0	3.1	1.2	1.8	9.7	10.3	9.8	27.8	-	3.2	31.5	20.2	-	-	-	-
<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	V 12552	1.5	3.2	3.0	2.1	1.0	-	9.4	8.4	29.4	-	2.2	-	-	-	-	-	-
<i>Rapaxavis pani</i>	DNHM D2522 ³	1.1	1.6	2.2	1.1	1.1	2.8	4.4	3.3	19.0	-	1.5	23.0	12.9	-	-	-	-
<i>Protopteryx fengtingensis</i>	V 11665	1.4	1.9	2.4	1.0	1.4	10.5	5.3	6.6	22.8	-	2.6	30.0	15.5	94.5	-	68.1	-
<i>Vescomis hebeiensis</i>	NICPAS 130722 ⁴	1.0	2.0	1.2	1.2	0.2	4.4	6.1	3.5	22.6	-	2.0	29.3	15.9	-	-	-	-
<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	-	-	2.9	1.3	1.6	-	6.5	3.7	24.1	-	2.2	35.7	22.4	-	-	-	-
<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	-	-	2.2	1.0	1.3	5.0	5.6	4.7	-	-	2.1	-	-	-	-	-	1.8
<i>Archaeorhynchus spathula</i>	V 14287	3.0	4.3	-	2.4	1.9	15.4	11.4	10.6	36.9	3.9	4.4	42.0	19.6	156.5	-	107.9	3.6
<i>Yixianornis grabaui</i>	V 12631	3.0	3.9	4.3	2.3	1.9	10.5	11.9	12.8	40.9	-	4.3	53.6	27.0	154.5	-	103.9	3.9
<i>Zhongjianornis yangi</i>	V 15900	3.2	5.1	6.9	3.4	3.5	15.0	15.9	18.6	47.4	4.9	4.7	67.6	27.1	-	-	-	5.1
<i>Yanornis martini</i>	V 12558	3.5	6.1	6.9	4.1	2.9	17.2	16.8	15.5	55.0	-	5.9	80.3	37.9	-	-	-	-
<i>Yanornis martini</i>	V 10996	-	-	6.3	-	-	-	-	-	57.9	-	4.9	76.1	38.8	-	-	-	-

Especie	IVPP ID	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHm	ULm	LR	dR	LCMC	LCMCp	LCMCd	HCMC
<i>Jianchangornis microdonia</i>	V 16708	75,2	12,4	6,8	33,9	7,2	83,6	8,4	-	3,9	4,7	21,1	78,7	3,4	38,3	11,3	27,0	13,6
<i>Hongshanornis longicresta</i>	V 14533	26,8	4,7	2,6	11,6	3,4	25,6	2,9	2,6	1,9	1,4	5,2	23,6	1,5	13,6	3,8	9,8	4,2
<i>Longicrasavis houi</i>	PKUP V1069 ⁵	27,0	5,1	2,5	12,6	3,6	25,5	3,0	2,7	1,6	1,6	8,4	24,5	1,7	13,8	4,8	9,6	4,5
<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM-003	49,1	7,2	3,6	19,9	6,2	50,4	3,8	4,0	2,7	2,3	16,4	-	2,0	25,1	6,2	18,9	5,1
<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM-004	47,4	6,7	2,9	17,4	6,1	49,4	4,2	4,2	2,7	2,1	15,3	47,0	1,5	23,4	5,0	18,4	5,4
<i>Ichthyornis dispar</i>	YPM 1450 ⁶	58,5	9,1	4,7	22,1	6,8	61,5	-	6,2	3,2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apsaravis ukhaana</i>	IGM 100/1017 ⁷	48,4	-	4,2	-	5,8	45,7	-	-	2,3	-	-	43,1	1,5	-	-	-	-

Especie	IVPP ID	HCmCa	HCmCp	DCMC	dMCII	H _{lim-dMCIII}	LDI	LDII ₁	LDII ₂	LF	dfml	dfap	LT	LTMT	C _{max}	c	L _{prim}	HAF
<i>Jianchangornis microdonia</i>	V 16708	5,6	8,0	8,0	4,1	3,9	29,0	18,3	16,1	60,1	-	6,4	75,9	37,0	-	-	-	-
<i>Hongshanornis longicresta</i>	V 14533	1,5	2,8	2,4	1,4	1,8	6,7	6,5	7,4	22,0	-	2,4	38,7	21,1	118,4	-	90,9	-
<i>Longicrasavis houi</i>	PKUP V1069 ⁵	2,2	2,3	2,7	1,5	1,2	6,9	7,4	7,5	24,4	-	2,4	38,5	22,1	-	-	-	-
<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM-003	1,5	3,6	3,0	1,7	1,2	9,3	10,2	9,5	30,2	-	2,8	-	-	-	-	-	-
<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04-CM-004	1,8	3,7	2,7	1,4	1,3	9,3	9,9	9,2	-	-	-	-	-	-	-	-	5,1
<i>Ichthyornis dispar</i>	YPM 1450 ⁶	-	-	-	-	-	-	-	-	25,4	3,7	1,5	-	28,7	-	-	-	-
<i>Apsaravis ukhaana</i>	IGM 100/1017 ⁷	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,9

ANEXO 3

Estimaciones de masa corporal (M) para los especímenes extintos del Mesozoico estudiados, a partir de las RS de las 2 variables que mejor se correlacionan con M en las aves modernas (i.e. dU y dF), y a partir de la variable menos afectada ecológicamente (i.e. LH). Los intervalos de confianza de las estimaciones (I.C.) fueron calculados como la M predicha \pm $|\%MPE|$. Las estimaciones de M vienen dadas en kg.

Especie	Especimen	LH			dU			dFap		
		M	I.C.		M	I.C.		M	I.C.	
<i>Archaeopteryx lithographica</i>	BMNH 37001	0,484	0,393	0,575	0,308	0,250	0,365	0,415	0,337	0,494
<i>A. lithographica</i>	HMN 1880/1881	0,354	0,287	0,420	0,108	0,087	0,128	0,343	0,278	0,407
<i>A. lithographica</i>	JM 2257	0,155	0,126	0,184	0,044	0,036	0,052	0,299	0,243	0,355
<i>A. lithographica</i>	BMMS 500	0,596	0,484	0,708	0,531	0,431	0,631	1,451	1,178	1,724
<i>A. lithographica</i>	WDC-CSG-100	0,286	0,232	0,339	0,071	0,058	0,085	0,286	0,233	0,340
<i>Jeholornis prima</i>	IVPP 13274	1,019	0,843	1,196	2,072	1,714	2,431	-	-	-
<i>J. prima</i>	IVPP 13353	0,682	0,564	0,800	-	-	-	1,544	1,277	1,811
<i>Sapeornis chaoyangensis</i>	IVPP 12698	1,470	1,227	1,712	1,318	1,101	1,536	-	-	-
<i>S. chaoyangensis</i>	IVPP 13275	1,272	1,062	1,482	1,464	1,222	1,706	1,605	1,340	1,870
<i>S. chaoyangensis</i>	IVPP 13276	1,189	0,993	1,385	2,247	1,876	2,618	-	-	-
<i>S. chaoyangensis juv.</i>	DNHM 3078	0,831	0,693	0,968	0,746	0,623	0,869	0,436	0,364	0,508
<i>Eoconfuciusornis zhenghi</i>	IVPP 11977	0,146	0,121	0,171	0,212	0,176	0,248	0,359	0,298	0,420
<i>Confuciusornis sp</i>	IVPP 11370	0,476	0,395	0,556	0,752	0,625	0,879	-	-	-
<i>Confuciusornis sanctus</i>	IVPP 11372	0,245	0,204	0,286	0,402	0,334	0,470	0,649	0,539	0,759
<i>C. sanctus</i>	IVPP 11374	0,252	0,209	0,294	0,425	0,353	0,497	-	-	-
<i>C. sanctus</i>	IVPP 11375	0,251	0,209	0,294	0,407	0,338	0,476	0,813	0,676	0,951
<i>C. sanctus</i>	IVPP 11640	0,366	0,304	0,428	0,750	0,623	0,877	1,337	1,111	1,563
<i>C. sanctus</i>	MCFO-0374	0,261	0,217	0,305	0,350	0,291	0,409	0,996	0,828	1,164
<i>Pengornis houi</i>	IVPP 15336	0,372	0,300	0,444	0,636	0,512	0,759	-	-	-
<i>Cathayornis yandica</i>	IVPP 9169	0,072	0,058	0,086	0,078	0,062	0,093	-	-	-
<i>Cuspirostrisornis houi</i>	IVPP 10897	0,077	0,062	0,092	0,069	0,056	0,082	-	-	-
<i>Eocathayornis walkeri</i>	IVPP 10916	0,056	0,045	0,067	0,044	0,035	0,053	-	-	-
<i>Eoenantiornis buhleri</i>	IVPP 11537	0,080	0,064	0,095	0,114	0,092	0,136	-	-	-
<i>Longchengornis sanyanensis</i>	IVPP 10530	0,086	0,069	0,102	0,066	0,053	0,079	-	-	-
<i>Otogornis genghisi</i>	IVPP 9607	0,120	0,096	0,145	0,105	0,084	0,126	-	-	-
<i>Longirostravis hani</i>	IVPP 11309	0,052	0,042	0,062	0,028	0,022	0,033	-	-	-
<i>Longipteryx chaoyangensis</i>	IVPP 12325	0,168	0,136	0,201	0,253	0,204	0,302	0,277	0,224	0,331
<i>Rapaxavis pani</i>	DNHM D2522	0,048	0,038	0,057	0,063	0,051	0,076	0,045	0,036	0,054
<i>Protopteryx fengningensis</i>	IVPP 11665	0,072	0,058	0,086	0,061	0,049	0,072	0,165	0,133	0,197
<i>Vescornis hebeiensis</i>	NIGPAS 130722	0,050	0,041	0,060	0,050	0,040	0,060	0,090	0,073	0,108
<i>Concornis lacustris</i>	LH-2814	0,096	0,078	0,115	0,107	0,086	0,128	0,114	0,092	0,136
<i>Eoalulavis hoyasi</i>	LH-13500	0,059	0,047	0,071	0,054	0,043	0,065	0,101	0,081	0,122
<i>Archaeorhynchus spathula</i>	IVPP 14287	0,255	0,206	0,304	0,307	0,247	0,367	0,589	0,475	0,704
<i>Yixianornis grabaui</i>	IVPP 12631	0,216	0,174	0,258	0,185	0,149	0,221	0,546	0,440	0,652
<i>Zhongjianornis yangi</i>	IVPP 15900	0,427	0,344	0,510	0,483	0,389	0,577	0,670	0,540	0,800
<i>Yanornis martini</i>	IVPP 12558	0,548	0,441	0,654	0,495	0,399	0,591	1,151	0,928	1,374
<i>Y. martini</i>	IVPP 10996	0,540	0,436	0,645	0,388	0,313	0,464	0,767	0,619	0,916
<i>Jianchangornis microdonta</i>	IVPP 16708	0,492	0,397	0,587	0,366	0,295	0,438	1,376	1,109	1,642
<i>Hongshanornis longicresta</i>	IVPP 14533	0,066	0,053	0,079	0,051	0,041	0,061	0,138	0,111	0,164
<i>Longicrusavis houi</i>	PKUP IVPP1069	0,067	0,054	0,080	0,034	0,028	0,041	0,144	0,116	0,172
<i>Gansus yumenensis</i>	CAGS 04CM003	0,214	0,173	0,256	0,139	0,112	0,166	0,204	0,164	0,243
<i>G. yumenensis</i>	CAGS 04CM004	0,201	0,160	0,241	0,134	0,107	0,161	-	-	-
<i>Apsaravis ukhaana</i>	IGM 100/1017	0,209	0,167	0,251	0,080	0,064	0,096	-	-	-

ANEXO 4

Valores de masa corporal (M), envergadura (B) y superficie sustentadora (S_L) para los especímenes de neognatas analizados, así como, los valores calculados a partir de ellas para el alargamiento (AR), la carga alar (WL) y la frecuencia de aleteo (f_a). El valor de q hace referencia a la duración de la fase activa de aleteo respecto a la duración de un ciclo completo en aquellas aves que tienen vuelo ondulatorio balístico. Los códigos de referencia de los especímenes que muestran únicamente un número, indican que proceden desde la colección del *Burke Museum of the University of Washington* (Seattle, Estados Unidos). Los identificados con las siglas BR se han obtenido desde la base de datos de Bruderer *et al.* (2010) y los que muestran las siglas VF, desde la base de datos de Viscor y Fuster (1987).

Espece	Código	M (g)	B (mm)	S _L (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
Cygnus olor	56584	8210	2150	5938	7,8	1,4	3,6	1
Cygnus olor	56585	9440	2270	6550	7,9	1,4	3,5	1
Anas platyrhynchos	56923	1036	932	1080	8,0	1,0	6,6	1
Tadorna tadorna	56439	1000	1060	1383	8,1	0,7	5,3	1
Tadorna tadorna	56451	890	1040	1337	8,1	0,7	5,2	1
Tadorna tadorna	56454	970	1001	1166	8,6	0,8	5,9	1
Tadorna tadorna	59707	950	1020	1171	8,9	0,8	5,7	1
Megapodius freycinet	60186	810	780	1106	5,5	0,7	7,1	1
Megapodius freycinet	60327	860	765	1245	4,7	0,7	7,1	1
Megapodius freycinet	63063	565	703	1017	4,9	0,6	7,0	1
Lagopus lagopus	58894	618	690	730	6,5	0,8	8,3	1
Lagopus lagopus	58896	575	628	625	6,3	0,9	9,3	1
Lagopus lagopus	79851	587,5	669	748	6,0	0,8	8,3	1
Perdix perdix	56877	530	522	463	5,9	1,1	11,9	1
Perdix perdix	56882	382	560	548	5,7	0,7	9,3	1
Perdix perdix	58115	372	530	527	5,3	0,7	9,8	1
Perdix perdix	58116	404	524	491	5,6	0,8	10,5	1
Coturnix coturnix	61354	101	347	193	6,2	0,5	12,6	1
Coturnix coturnix	64806	95,5	363	190	6,9	0,5	11,9	1
Podiceps cristatus	56440	985	750	637	8,8	1,5	9,5	1
Syrhaptes paradoxus	59831	255	690	499	9,5	0,5	6,7	1
Syrhaptes paradoxus	59841	268	683	483	9,7	0,6	7,0	1
Ptilinopus regina	62874	134,7	403	279	5,8	0,5	10,8	1
Ptilinopus regina	62961	98,2	407	280	5,9	0,4	9,5	1
Ptilinopus regina	62962	102,5	414	306	5,6	0,3	9,2	1
Ptilinopus regina	62976	78	396	270	5,8	0,3	9,0	1
Ducula rubricera	58730	660	755	990	5,8	0,7	7,0	1
Ducula rubricera	63171	650	754	1054	5,4	0,6	6,8	1
Columba rupestris	59754	298	665	612	7,2	0,5	6,9	1
Columba rupestris	59755	234	665	686	6,4	0,3	6,1	1
Columba rupestris	59986	240	651	629	6,7	0,4	6,4	1
Columba livia	66264	245	638	718	5,7	0,3	6,3	1
Podargus strigoides	57500	252	992	1746	5,6	0,1	3,1	1
Podargus strigoides	62802	298	935	1798	4,9	0,2	3,5	1
Podargus strigoides	62983	223	830	1333	5,2	0,2	3,9	1
Podargus strigoides	79150	430	895	1469	5,5	0,3	4,5	1
Caprimulgus carolinensis	84731	113	650	539	7,8	0,2	5,1	1
Caprimulgus carolinensis	87389	98,6	610	533	7,0	0,2	5,2	1
Hemiprocne mystacea	60348	57,5	513	278	9,5	0,2	6,2	1
Hemiprocne mystacea	63244	64,8	528	279	10,0	0,2	6,3	1
Aegotheles cristatus	62801	34,9	388	287	5,3	0,1	6,7	1
Aegotheles cristatus	62800	46,5	410	329	5,1	0,1	6,7	1
Tetrax tetrax	64702	758	880	1125	6,9	0,7	6,1	1

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO:
IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
Centropus milo	66047	790	770	1711	3,5	0,5	6,1	1
Eudynamus scolopacea	62904	241	630	670	5,9	0,4	6,5	1
Eudynamus scolopacea	64911	236,5	608	689	5,4	0,3	6,6	1
Eudynamus scolopacea	64912	156,2	620	679	5,7	0,2	5,6	1
Cuculus canorus	56781	118	609	563	6,6	0,2	5,5	1
Cuculus canorus	58077	113,4	602	585	6,2	0,2	5,4	1
Cuculus canorus	59705	144	645	646	6,4	0,2	5,3	1
Grus canadensis	85110	3500	1690	4199	6,8	0,8	3,7	1
Grus canadensis	85111	4200	1820	4882	6,8	0,9	3,6	1
Grus canadensis	85112	3980	1800	4401	7,4	0,9	3,6	1
Fulica atra	56917	563	645	611	6,8	0,9	9,0	1
Fulica atra	56581	825	736	752	7,2	1,1	8,6	1
Gallicrex cinerea	64933	194	565	494	6,5	0,4	7,4	1
Gallicrex cinerea	64910	330,5	655	758	5,7	0,4	6,8	1
Porphyrio porphyrio	82829	1063	970	1669	5,6	0,6	5,5	1
Porphyrio porphyrio	62805	749	840	1177	6,0	0,6	6,3	1
Porphyrio porphyrio	63060	715	727	932	5,7	0,8	7,7	1
Nesoclopeus woodfordi	58788	670	583	733	4,6	0,9	13,8	1
Nesoclopeus woodfordi	58790	530	550	622	4,9	0,9	14,4	1
Nesoclopeus woodfordi	58791	640	570	709	4,6	0,9	14,2	1
Puffinus pacificus	68952	389	1000	912	11,0	0,4	4,5	1
Puffinus pacificus	68954	364	950	968	9,3	0,4	4,5	1
Puffinus pacificus	78197	247	1010	918	11,1	0,3	3,8	1
Ixobrychus cinnamomoeus	64913	121,8	532	446	6,4	0,3	6,8	1
Sula bassana (=Morus)	73815	1417	1860	2587	13,4	0,5	2,9	1
Sula serrator (=Morus)	63012	1330	1705	2064	14,1	0,6	3,3	1
Larus argentatus	56577	1175	1585	2794	9,0	0,4	3,0	1
Larus argentatus	56578	1250	1540	2512	9,4	0,5	3,3	1
Larus argentatus	56728	1065	1474	2212	9,8	0,5	3,4	1
Larus argentatus	56821	1160	1506	2350	9,6	0,5	3,4	1
Larus pipixcan	86565	281	920	998	8,5	0,3	4,2	1
Chlidonias niger	56898	67,7	623	410	9,5	0,2	4,8	1
Chlidonias niger	56906	62	617	382	10,0	0,2	4,8	1
Stercorarius pomarinus	59608	571	1180	1564	8,9	0,4	3,7	1
Uria lomvia	80877	919	795	717	8,8	1,3	8,4	1
Uria aalge	79468	925	722	613	8,5	1,5	9,8	1
Brachyramphus marmoratus	79447	258	439	202	9,6	1,3	14,1	1
Himantopus himantopus	56452	185	710	567	8,9	0,3	5,6	1
Himantopus himantopus	56863	198	735	588	9,2	0,3	5,5	1
Himantopus himantopus	60150	150	673	544	8,3	0,3	5,5	1
Vanellus vanellus	56902	197	755	945	6,0	0,2	4,5	1
Vanellus vanellus	58086	210	742	920	6,0	0,2	4,8	1
Vanellus vanellus	59865	201	713	799	6,4	0,3	5,1	1

Especie	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
Charadrius dubius	56903	34,5	358	156	8,2	0,2	8,8	1
Charadrius dubius	56904	36	360	149	8,7	0,2	9,0	1
Scolopax minor	57803	162	501	451	5,6	0,4	8,0	1
Tringa glareola	56947	59	410	220	7,6	0,3	8,4	1
Pandion haliaetus	79102	1050	1560	2820	8,6	0,4	2,9	1
Pandion haliaetus	89927	1307	1660	3236	8,5	0,4	2,9	1
Buteo jamaicensis	69545	1140	1026	2064	5,1	0,6	5,0	1
Buteo jamaicensis	69579	1304	1342	2995	6,0	0,4	3,6	1
Accipiter gentilis	64855	1100	1125	2064	6,1	0,5	4,5	1
Accipiter gentilis	80189	768	1060	1801	6,2	0,4	4,4	1
Accipiter virgatus	59708	120	540	475	6,1	0,3	6,5	1
Accipiter virgatus	59781	106	550	492	6,2	0,2	6,0	1
Accipiter virgatus	59884	107	530	471	6,0	0,2	6,4	1
Accipiter virgatus	59915	96,1	535	485	5,9	0,2	6,0	1
Circus aeruginosus	56450	540	1195	2010	7,1	0,3	3,3	1
Circus aeruginosus	56456	560	1054	1642	6,8	0,3	4,0	1
Circus aeruginosus	56488	545	1232	1933	7,9	0,3	3,3	1
Haliaeetusetus	58751	605	1179	2144	6,5	0,3	3,4	1
Haliaeetusetus	73850	612	1315	2585	6,7	0,2	2,9	1
Haliaeetusetus	76196	518	1175	2133	6,5	0,2	3,2	1
Cathartes aura	81580	1775	1710	4388	6,7	0,4	2,8	1
Cathartes aura	84397	1660	1680	4206	6,7	0,4	2,8	1
Tyto alba	66222	415,6	975	1488	6,4	0,3	4,0	1
Tyto alba	66223	324,4	1046	1433	7,6	0,2	3,5	1
Bubo virginianus	72511	832	1342	2903	6,2	0,3	3,1	1
Nyctea scandiaca	76751	1511	1580	3712	6,7	0,4	3,0	1
Asio otus	59694	340	975	1458	6,5	0,2	3,8	1
Asio otus	85097	277	955	1370	6,7	0,2	3,6	1
Ninox novaeseelandiae	57397	500	904	1363	6,0	0,4	4,8	1
Upupa epops	56497	66,1	450	428	4,7	0,2	6,4	1
Upupa epops	56678	83	478	446	5,1	0,2	6,5	1
Dryocopus martius	56955	340	740	1085	5,0	0,3	7,3	0,55
Dryocopus martius	59748	350	735	1130	4,8	0,3	7,3	0,55
Dryocopus martius	59988	348	753	1142	5,0	0,3	7,1	0,55
Dryocopus martius	64701	316	695	968	5,0	0,3	7,8	0,55
Picoides tridactylus	56772	66,5	377	278	5,1	0,2	11,9	0,55
Picoides tridactylus	56806	67,3	387	306	4,9	0,2	11,3	0,55
Picoides tridactylus	56807	70	392	294	5,2	0,2	11,5	0,55
Picoides tridactylus	56963	72	390	296	5,1	0,2	11,6	0,55
Alcedo atthis	63315	35	280	130	6,0	0,3	11,9	1
Alcedo atthis	66027	40,5	278	128	6,0	0,3	12,7	1
Alcedo atthis	71986	32	267	117	6,1	0,3	12,5	1
Dacelo novaeguineae	57788	250	770	1022	5,8	0,2	4,7	1

Especie	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
Dacelo novaeguineae	62803	322	740	954	5,7	0,3	5,5	1
Dacelo novaeguineae	62895	312	734	926	5,8	0,3	5,6	1
Coracias garrulus	56480	169	646	671	6,2	0,3	5,6	1
Coracias garrulus	56485	162	637	648	6,3	0,2	5,6	1
Coracias garrulus	56647	168	687	714	6,6	0,2	5,1	1
Coracias garrulus	56886	146	670	711	6,3	0,2	5,0	1
Merops apiaster	56655	63,8	469	279	7,9	0,2	7,0	1
Merops apiaster	56657	57,5	443	261	7,5	0,2	7,3	1
Merops apiaster	56659	57	445	270	7,3	0,2	7,2	1
Falco peregrinus	78842	699	1000	1248	8,0	0,6	5,1	1
Falco peregrinus	79327	1072	1263	1720	9,3	0,6	4,3	1
Chalcopsitta cardinalis	58701	235	555	510	6,0	0,5	8,0	1
Chalcopsitta cardinalis	63146	208	540	471	6,2	0,4	8,0	1
Chalcopsitta cardinalis	63301	185,8	546	452	6,6	0,4	7,7	1
Trichoglossus haematodus	62873	115,2	446	300	6,6	0,4	9,0	1
Trichoglossus haematodus	62876	130,5	436	287	6,6	0,5	9,8	1
Trichoglossus haematodus	62932	135	450	306	6,6	0,4	9,4	1
Psephotus haematonotus	57446	57,7	363	219	6,0	0,3	9,4	1
Cacatua alba	82950	640	1010	2075	4,9	0,3	4,1	1
Eolophus roseicapillus	60857	376	790	957	6,5	0,4	5,5	1
Pitta moluccensis	73874	55,5	387	310	4,8	0,2	10,4	0,55
Pitta moluccensis	73875	44,5	389	318	4,8	0,1	9,5	0,55
Corvus corax	59566	1430	1335	2781	6,4	0,5	3,8	1
Corvus corax	61493	1300	1382	2592	7,4	0,5	3,7	1
Corvus corax	64779	1050	1295	2449	6,8	0,4	3,7	1
Corvus corone	56471	575	966	1603	5,8	0,4	4,5	1
Corvus corone	56495	520	1001	1665	6,0	0,3	4,1	1
Pica pica	56707	223	598	750	4,8	0,3	8,6	0,55
Pica pica	56890	243	636	836	4,8	0,3	8,1	0,55
Pica pica	59758	258	662	933	4,7	0,3	7,7	0,55
Pica pica	59759	218	622	845	4,6	0,3	7,9	0,55
Pica pica	59899	239	638	884	4,6	0,3	7,9	0,55
Pica pica	59930	250	675	937	4,9	0,3	7,5	0,55
Pica pica	59931	202	612	806	4,6	0,3	7,9	0,55
Alauda arvensis	47527	34,5	320	197	5,2	0,2	12,9	0,49
Alauda arvensis	47606	40,8	330	185	5,9	0,2	13,7	0,49
Melanocorypha mongolica	57843	58,2	413	274	6,2	0,2	10,4	0,55
Melanocorypha mongolica	57846	60,2	373	190	7,3	0,3	13,1	0,55
Melanocorypha mongolica	57848	54,6	375	185	7,6	0,3	12,7	0,55
Melanocorypha mongolica	59839	46,3	366	219	6,1	0,2	11,6	0,55
Turdus ruficollis	56784	76	408	289	5,8	0,3	11,4	0,55
Turdus ruficollis	58048	79,4	402	283	5,7	0,3	11,9	0,55
Turdus ruficollis	58076	86,3	402	302	5,4	0,3	12,0	0,55

Especie	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
Turdus ruficollis	59994	78	420	329	5,4	0,2	10,8	0,55
Turdus iliacus	56550	61	356	224	5,7	0,3	13,1	0,55
Turdus iliacus	56570	57,5	351	220	5,6	0,3	13,0	0,55
Turdus iliacus	59607	70	363	232	5,7	0,3	13,3	0,55
Acrocephalus arundinaceus	56436	34,5	296	166	5,3	0,2	14,6	0,5
Acrocephalus arundinaceus	56679	34,7	291	156	5,4	0,2	15,2	0,5
Acrocephalus arundinaceus	56685	33,2	310	167	5,8	0,2	13,8	0,5
Monticola saxatalis	60159	45,3	361	224	5,8	0,2	12,1	0,5
Artamus minor	57477	15	301	133	6,8	0,1	8,0	1
Artamus minor	57539	14	295	127	6,8	0,1	8,1	1
Artamus superciliosus	57688	38,5	365	210	6,4	0,2	8,1	1
Artamus personatus	57691	39,4	348	178	6,8	0,2	9,1	1
Sturnus vulgaris	56492	75	382	254	5,7	0,3	9,9	0,9
Sturnus vulgaris	56493	69	390	251	6,0	0,3	9,4	0,9
Sturnus vulgaris	79098	68,5	329	208	5,2	0,3	11,8	0,9
Lanius minor	56649	43,2	350	215	5,7	0,2	11,8	0,55
Emberiza schoeniclus	56856	27	259	148	4,5	0,2	15,0	0,55
Coccothraustes coccothraustes	57930	51,1	328	195	5,5	0,3	13,9	0,55
Coccothraustes coccothraustes	57943	50,6	322	180	5,8	0,3	14,4	0,55

<i>Accipiter brevipes</i>	BR	220	700	739	6,6	0,3	4,8
<i>Accipiter gentilis F</i>	BR	1200	1200	2400	6,0	0,5	5,3
<i>Accipiter gentilis M</i>	BR	717	1030	1643	6,5	0,4	5,3
<i>Accipiter nisus F</i>	BR	295	760	912	6,3	0,3	5,0
<i>Accipiter nisus M</i>	BR	115	620	638	6,0	0,2	5,0
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	BR	31	270	117	6,2	0,3	14,7
<i>Acrocephalus palustris</i>	BR	13	200	72	5,6	0,2	21,3
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	BR	10	200	74	5,4	0,1	17,9
<i>Alauda arvensis</i>	BR	31	360	233	5,6	0,1	9,5
<i>Anas acuta</i>	BR	911	930	918	9,4	1,0	8,0
<i>Anas clypeata</i>	BR	598	780	750	8,1	0,8	7,3
<i>Anas platyrhynchos</i>	BR	1094	890	1054	7,5	1,0	6,4
<i>Anas strepera</i>	BR	740	900	1000	8,1	0,7	6,6
<i>Anthus pratensis</i>	BR	20	270	143	5,1	0,1	15,6
<i>Anthus spinoletta</i>	BR	26	280	151	5,2	0,2	14,6
<i>Anthus trivialis</i>	BR	22	280	126	6,2	0,2	14,8
<i>Apus affinis</i>	BR	18	330	100	10,9	0,2	9,1
<i>Apus apus</i>	BR	40	400	150	10,7	0,3	7,7
<i>Apus melba</i>	BR	81	500	271	9,2	0,3	5,7
<i>Apus pallidus</i>	BR	40	400	150	10,7	0,3	7,8
<i>Aquila pomarina</i>	BR	2015	1800	5133	6,3	0,4	3,2
<i>Ardea cinerea</i>	BR	1210	1600	3580	7,2	0,3	2,6

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO:
IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Espece	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
<i>Ardea purpurea</i>	BR	1109	1370	2488	7,5	0,4	3,0	
<i>Asio flammeus</i>	BR	350	1030	1343	7,9	0,3	3,2	
<i>Asio otus</i>	BR	280	940	1300	6,8	0,2	3,0	
<i>Aythya ferina</i>	BR	1005	780	660	9,2	1,5	8,0	
<i>Aythya fuligula</i>	BR	806	750	630	8,9	1,3	8,6	
<i>Buteo buteo buteo</i>	BR	964	1290	2540	6,6	0,4	3,6	
<i>Buteo buteo vulpinus</i>	BR	580	1190	2070	6,8	0,3	2,9	
<i>Calidris alba</i>	BR	50	350	160	7,7	0,3	9,2	
<i>Calidris alpina</i>	BR	44	360	160	8,1	0,3	10,3	
<i>Caprimulgus ruficollis</i>	BR	69	670	567	7,9	0,1	7,4	
<i>Carduelis cannabina</i>	BR	18	240	93	6,2	0,2	14,1	
<i>Carduelis carduelis</i>	BR	18	240	99	5,8	0,2	16,3	
<i>Carduelis chloris</i>	BR	29	270	112	6,5	0,3	14,9	
<i>Carduelis spinus</i>	BR	11	210	79	5,6	0,1	12,4	
<i>Charadrius hiaticula</i>	BR	53	400	179	8,9	0,3	-	
<i>Ciconia ciconia</i>	BR	3600	2160	6508	7,2	0,6	2,6	
<i>Ciconia nigra</i>	BR	3000	1850	5000	6,8	0,6	3,1	
<i>Circus aeruginosus</i>	BR	651	1330	2248	7,9	0,3	3,3	
<i>Circus cyaneus</i>	BR	430	1100	1539	7,9	0,3	3,2	
<i>Circus macrourus</i>	BR	358	1060	1553	7,2	0,2	3,2	
<i>Circus pygargus</i>	BR	250	1040	1290	8,4	0,2	3,1	
<i>Columba livia</i>	BR	350	670	649	6,9	0,5	4,8	
<i>Columba palumbus</i>	BR	500	750	904	6,2	0,6	5,0	
<i>Corvus corax</i>	BR	945	1140	2472	5,3	0,4	3,5	
<i>Corvus corone</i>	BR	552	930	1470	5,9	0,4	3,7	
<i>Corvus frugilegus</i>	BR	454	930	1373	6,3	0,3	3,8	
<i>Corvus monedula</i>	BR	181	600	618	5,8	0,3	4,7	
<i>Corvus ruficollis</i>	BR	720	1100	1944	6,2	0,4	3,8	
<i>Coturnix coturnix</i>	BR	96	370	200	6,8	0,5	15,8	
<i>Cursorius cursor</i>	BR	115	540	407	7,2	0,3	5,0	
<i>Cygnus olor</i>	BR	8760	2300	6504	8,1	1,3	3,4	
<i>Delichon urbica</i>	BR	18	280	107	7,3	0,2	9,0	
<i>Egretta garzetta</i>	BR	500	920	1150	7,4	0,4	3,3	
<i>Emberiza hortulana</i>	BR	22	260	138	4,9	0,2	17,0	
<i>Erithacus rubecula</i>	BR	15	220	101	4,8	0,1	15,6	
<i>Falco biarmicus</i>	BR	595	1056	1410	7,9	0,4	4,2	
<i>Falco columbarius M</i>	BR	159	590	493	7,1	0,3	5,9	
<i>Falco concolor</i>	BR	250	900	1196	6,8	0,2	4,4	
<i>Falco eleonora</i>	BR	360	1000	1500	6,7	0,2	5,1	
<i>Falco naumanni</i>	BR	148	650	611	6,9	0,2	4,9	
<i>Falco pelegrinoides M</i>	BR	411	770	723	8,2	0,6	5,6	
<i>Falco peregrinus F</i>	BR	998	1100	1478	8,2	0,7	4,9	

Especie	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
<i>Falco peregrinus M</i>	BR	570	960	1098	8,4	0,5	4,7	
<i>Falco subbuteo</i>	BR	184	750	653	8,6	0,3	5,3	
<i>Falco tinnunculus</i>	BR	206	750	777	7,2	0,3	5,4	
<i>Falco vespertinus</i>	BR	165	720	728	7,1	0,2	5,1	
<i>Ficedula hypoleuca</i>	BR	13	240	91	6,3	0,1	15,4	
<i>Fringilla coelebs</i>	BR	23	260	130	5,2	0,2	16,9	
<i>Fringilla montifringilla</i>	BR	23	270	125	5,8	0,2	10,6	
<i>Fulica atra</i>	BR	744	750	700	8,0	1,1	10,6	
<i>Galerida cristata</i>	BR	45	340	200	5,8	0,2	7,9	
<i>Gallinago gallinago</i>	BR	122	460	309	6,8	0,4	6,7	
<i>Garrulus glandarius</i>	BR	150	550	662	4,6	0,2	4,8	
<i>Glareola nordmanni</i>	BR	100	640	540	7,6	0,2	5,0	
<i>Glareola pratincola</i>	BR	80	630	503	7,9	0,2	5,2	
<i>Haematopus ostralegus</i>	BR	403	850	891	8,1	0,5	6,3	
<i>Haliaeetus vocifer</i>	BR	3000	1900	5000	7,2	0,6	3,2	
<i>Hieraaetus fasciatus</i>	BR	2049	1740	3792	8,0	0,5	2,9	
<i>Hieraaetus pennatus</i>	BR	595	1160	2004	6,7	0,3	3,2	
<i>Himantopus himantopus</i>	BR	160	750	600	9,4	0,3	5,7	
<i>Hippolais icterina</i>	BR	14	220	81	6,0	0,2	17,5	
<i>Hippolais pallida</i>	BR	12	200	83	4,8	0,1	15,4	
<i>Hippolais polyglotta</i>	BR	11	200	83	4,8	0,1	14,7	
<i>Hirundo daurica</i>	BR	22	330	154	7,1	0,1	7,0	
<i>Hirundo rustica</i>	BR	17	320	140	7,3	0,1	7,7	
<i>Hoplopterus spinosus</i>	BR	150	700	700	7,0	0,2	-	
<i>Jynx torquilla</i>	BR	30	290	150	5,6	0,2	14,4	
<i>Lanius collurio</i>	BR	30	300	145	6,2	0,2	9,9	
<i>Larus argentatus</i>	BR	705	1350	2001	9,1	0,4	2,8	
<i>Larus cachinnans</i>	BR	1000	1430	2496	8,2	0,4	4,0	
<i>Larus canus</i>	BR	276	1100	1380	8,8	0,2	2,9	
<i>Larus fuscus</i>	BR	797	1340	1895	9,5	0,4	2,7	
<i>Larus ridibundus</i>	BR	275	960	983	9,4	0,3	3,4	
<i>Limosa lapponica</i>	BR	271	720	550	9,4	0,5	7,4	
<i>Locustella naevia</i>	BR	13	190	70	5,2	0,2	16,1	
<i>Lullula arborea</i>	BR	27	290	164	5,1	0,2	11,4	
<i>Luscinia megarhynchos</i>	BR	20	250	116	5,4	0,2	13,1	
<i>Mergus merganser</i>	BR	1479	960	680	13,6	2,2	7,7	
<i>Merops apiaster</i>	BR	58	470	273	8,1	0,2	7,4	
<i>Micronisus gabar</i>	BR	150	650	650	6,5	0,2	5,2	
<i>Milvus migrans</i>	BR	858	1400	2744	7,1	0,3	3,1	
<i>Milvus milvus</i>	BR	851	1500	3040	7,4	0,3	3,4	
<i>Motacilla alba</i>	BR	20	270	129	5,7	0,2	15,8	
<i>Motacilla cinerea</i>	BR	17	260	110	6,1	0,2	15,3	
<i>Motacilla flava</i>	BR	17	260	103	6,6	0,2	17,8	

Especie	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
<i>Muscicapa striata</i>	BR	15	240	110	5,2	0,1	12,1	
<i>Neophron percnopterus</i>	BR	1849	1650	3500	7,8	0,5	3,2	
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	BR	192	650	790	5,3	0,2	4,3	
<i>Numenius arquata</i>	BR	726	1040	1189	9,1	0,6	5,1	
<i>Numenius phaeopus</i>	BR	373	820	730	9,2	0,5	4,6	
<i>Nycticorax nycticorax</i>	BR	656	1100	1600	7,6	0,4	2,7	
<i>Oenanthe oenanthe</i>	BR	25	310	157	6,1	0,2	13,6	
<i>Pandion haliaetus</i>	BR	2000	1700	3196	9,0	0,6	3,0	
<i>Parus ater</i>	BR	9	190	61	5,9	0,1	24,1	
<i>Pelecanus onocrotalus</i>	BR	7300	2860	9340	8,8	0,8	2,6	
<i>Pernis apivorus</i>	BR	800	1270	2600	6,2	0,3	3,2	
<i>Phalacrocorax carbo</i>	BR	2556	1350	2243	8,1	1,1	5,0	
<i>Philomachus pugnax F</i>	BR	120	450	300	6,8	0,4	6,6	
<i>Philomachus pugnax M</i>	BR	190	570	450	7,2	0,4	6,6	
<i>Phoenicopterus ruber</i>	BR	3000	1530	2715	8,6	1,1	4,3	
<i>Phoenicurus ochruros</i>	BR	15	250	106	5,9	0,1	15,5	
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	BR	15	230	106	5,0	0,1	14,8	
<i>Phylloscopus trochilus</i>	BR	8	190	71	5,1	0,1	18,5	
<i>Pica pica</i>	BR	227	610	595	6,3	0,4	4,7	
<i>Platalea leucorodia</i>	BR	1501	1260	2341	6,8	0,6	3,4	
<i>Pluvialis apricaria</i>	BR	190	560	500	6,3	0,4	5,3	
<i>Pluvialis squatarola</i>	BR	210	600	550	6,5	0,4	7,3	
<i>Podiceps cristatus</i>	BR	1000	810	855	7,7	1,2	8,3	
<i>Prunella modularis</i>	BR	17	210	90	4,9	0,2	18,1	
<i>Pterocles coronatus</i>	BR	300	570	432	7,5	0,7	8,0	
<i>Pterocles orientalis</i>	BR	410	720	721	7,2	0,6	5,4	
<i>Ptyonoprogne rupestris</i>	BR	24	330	113	9,6	0,2	7,2	
<i>Regulus ignicapillus</i>	BR	6	150	50	4,5	0,1	19,9	
<i>Regulus regulus</i>	BR	5	160	53	4,8	0,1	21,9	
<i>Riparia riparia</i>	BR	14	280	96	8,2	0,1	9,4	
<i>Saxicola rubetra</i>	BR	16	240	95	6,1	0,2	16,3	
<i>Serinus serinus</i>	BR	11	220	76	6,4	0,1	20,8	
<i>Streptopelia turtur</i>	BR	132	520	400	6,8	0,3	7,0	
<i>Sturnus vulgaris</i>	BR	85	380	230	6,3	0,4	9,4	
<i>Sylvia atricapilla</i>	BR	21	230	98	5,4	0,2	15,8	
<i>Sylvia borin</i>	BR	17	230	95	5,6	0,2	15,5	
<i>Sylvia communis</i>	BR	15	210	87	5,1	0,2	15,4	
<i>Sylvia curruca</i>	BR	12	200	73	5,5	0,2	19,5	
<i>Sylvia hortensis</i>	BR	21	240	112	5,1	0,2	15,0	
<i>Tringa nebularia</i>	BR	171	600	369	9,8	0,5	5,0	
<i>Tringa ochropus</i>	BR	87	450	289	7,0	0,3	6,1	
<i>Turdus merula</i>	BR	98	390	297	5,1	0,3	9,0	
<i>Turdus philomelos</i>	BR	72	360	226	5,7	0,3	10,4	

Espece	Código	M (g)	B (mm)	SL (cm ²)	AR	WL (g/cm ²)	fa (Hz)	q
<i>Turdus pilaris</i>	BR	93	430	335	5,5	0,3	7,8	
<i>Turdus torquatus</i>	BR	105	440	330	5,9	0,3	8,7	
<i>Turdus viscivorus</i>	BR	135	470	358	6,2	0,4	7,1	
<i>Upupa epops</i>	BR	70	440	422	4,6	0,2	5,0	
<i>Vanellus vanellus</i>	BR	236	730	820	6,5	0,3	4,9	
<i>Alca torda</i>	VF	780	681	382	12,1	2,0	11,3	
<i>Alle alle</i>	VF	91,2	387	167	9,0	0,5	11,5	
<i>Aythia affinis</i>	VF	763	740	472	11,6	1,6	9,7	
<i>Aythia collaris</i>	VF	757,3	710	460	11,0	1,6	10,1	
<i>Aythia ferina</i>	VF	842	774	615	9,7	1,4	8,8	
<i>Aythia fuligula</i>	VF	741	706	474	10,5	1,6	10,0	
<i>Aythia marila</i>	VF	675	814	621	10,7	1,1	7,7	
<i>Diomedea exulans</i>	VF	8502	3408	6206	18,7	1,4	2,3	
<i>Fratercula arctica</i>	VF	272	564	345	9,2	0,8	9,5	
<i>Fulmarus glacialis</i>	VF	724,5	1090	1020	11,6	0,7	5,1	
<i>Gavia arctica</i>	VF	1495	1200	1196	12,0	1,3	5,7	
<i>Gavia immer</i>	VF	2425	1470	1358	15,9	1,8	5,4	
<i>Gavia stellata</i>	VF	957	1040	890	12,2	1,1	6,1	
<i>Hydrobates pelagicus</i>	VF	17,4	332	100	11,0	0,2	8,5	
<i>Mergus albellus</i>	VF	495	625	431	9,1	1,1	10,0	
<i>Mergus merganser</i>	VF	1470	955	853	10,7	1,7	8,0	
<i>Mergus serrator</i>	VF	818	886	589	13,3	1,4	7,8	
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	VF	26,5	480	251	9,2	0,1	5,1	
<i>Podiceps auritus</i>	VF	369,5	590	350	9,9	1,1	10,1	
<i>Podiceps cristatus</i>	VF	790	786	561	11,0	1,4	8,7	
<i>Podiceps griseigna</i>	VF	480	720	542	9,6	0,9	8,0	
<i>Podilymbus podiceps</i>	VF	343	600	291	12,4	1,2	10,3	
<i>Puffinus diomedea</i>	VF	572	1211	1280	11,5	0,4	3,9	
<i>Puffinus puffinus</i>	VF	342	811	575	11,4	0,6	6,1	
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	VF	180	440	236	8,2	0,8	11,7	
<i>Uria aalge</i>	VF	1010	702	424	11,6	2,4	11,7	

ANEXO 5

Valores medios para las especies de las variables osteológicas (en mm) y de la media geométrica del ala (MG), calculada a partir de las dimensiones del húmero, de la ulna y del carpometacarpo.

Especie	LH	edH	dH	Lcdp	Lcb	LU	epU	edU	dU	Ukm	Ucm	LR	dR	LCMC
<i>Cygnus olor</i>	275.5	34.7	15.8	81.0	37.5	259.1	19.8	22.3	10.9	9.2	76.8	247.5	8.0	129.9
<i>Anser albifrons</i>	142.9	21.2	9.7	41.0	22.0	137.3	12.4	14.4	7.5	6.5	50.4	129.6	4.9	81.3
<i>Branta canadensis</i>	174.8	24.9	11.9	50.9	27.5	163.0	14.1	17.7	9.7	7.7	55.0	152.3	5.9	96.5
<i>Oxyura jamaicensis</i>	68.4	8.9	4.0	17.9	10.0	59.6	5.5	6.1	3.3	2.8	20.3	56.1	1.9	34.2
<i>Anas platyrhynchos</i>	93.0	14.2	7.0	21.9	15.0	79.8	8.8	10.4	5.4	4.2	21.2	73.4	3.2	56.7
<i>Anas strepera</i>	87.9	13.5	6.7	21.0	13.6	75.2	8.9	10.1	5.3	3.9	19.5	69.6	3.0	54.8
<i>Anas crecca</i>	58.0	9.2	4.5	14.2	8.7	50.4	5.6	6.6	3.6	2.7	14.7	46.3	1.9	36.5
<i>Aythya collaris</i>	76.6	10.9	5.0	18.4	11.3	66.6	6.8	7.9	4.2	3.4	18.1	61.7	2.4	42.1
<i>Tadorna tadorna</i>	98.5	14.7	6.9	26.7	15.8	92.2	9.0	11.1	5.6	4.7	26.6	87.1	3.4	58.7
<i>Mergus merganser</i>	89.6	13.4	6.5	22.4	13.4	76.6	8.5	10.5	5.4	4.2	20.5	69.8	3.1	54.4
<i>Megapodius freycinet</i>	73.3	13.9	6.4	19.3	13.3	81.4	8.5	8.6	4.6	5.8	25.2	71.8	2.4	38.2
<i>Meleagris gallopavo</i>	131.1	28.0	13.1	34.7	23.2	129.3	16.9	17.1	9.5	7.1	39.6	115.7	4.7	66.2
<i>Lagopus lagopus</i>	61.6	11.6	5.8	15.0	10.4	57.9	8.1	8.0	4.2	3.7	18.9	51.9	2.3	32.1
<i>Tetrao parvirostris</i>	112.2	21.2	10.6	28.0	17.4	111.5	13.5	14.0	7.6	6.1	35.0	100.8	4.2	58.8
<i>Perdix perdix</i>	49.4	9.8	4.6	12.3	8.6	44.8	6.4	6.4	3.6	3.0	12.7	40.1	1.8	25.9
<i>Coturnix coturnix</i>	34.0	5.4	2.5	7.3	4.8	29.3	4.1	3.6	2.4	2.1	9.6	27.1	1.1	18.6
<i>Podiceps nigricollis</i>	68.5	6.7	3.3	17.4	7.9	62.4	4.6	4.7	2.7	2.3	24.0	60.8	1.7	30.7
<i>Podiceps cristatus</i>	102.2	10.5	5.1	25.7	11.1	97.0	7.2	6.9	4.3	3.3	41.4	94.3	2.9	46.1
<i>Aechmophorus clarkii</i>	114.6	10.8	4.8	33.5	11.6	102.5	6.8	6.6	4.2	3.3	32.5	100.2	2.6	50.1
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	66.7	5.9	3.1	14.8	7.1	61.4	4.6	4.7	2.8	2.2	21.0	60.2	1.5	28.2
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	41.6	9.3	4.4	12.3	7.8	46.1	6.3	6.5	3.8	3.8	15.9	41.5	2.1	27.3
<i>Ptilinopus regina</i>	30.3	7.0	3.1	8.0	5.6	35.7	4.3	4.3	2.5	2.6	11.9	32.2	1.5	20.5
<i>Ducula rubricera</i>	58.8	13.6	5.9	16.3	10.3	68.3	8.9	8.7	4.7	4.0	19.7	60.7	2.8	37.2
<i>Columba rupestris</i>	43.8	10.5	4.8	12.9	7.7	50.0	6.2	6.5	3.9	3.2	16.6	45.7	2.1	30.7
<i>Columba livia</i>	44.4	10.7	5.1	13.1	7.9	52.8	7.1	7.0	4.0	3.3	17.7	47.7	2.3	33.0
<i>Podargus strigoides</i>	79.8	14.1	5.3	24.8	9.8	93.7	7.4	8.3	4.0	3.7	23.1	88.0	2.6	38.9
<i>Chordeiles minor</i>	39.7	6.5	3.0	11.0	5.7	48.9	4.3	5.0	2.5	2.1	15.0	46.6	1.4	-

Especie	LCMCp	LCMCd	HCMC	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCII	H _{in-dMCII}	LDI	LDII ₁	LDII ₂	MG	L _{ptm}	Lw
<i>Cygnus olor</i>	27.4	102.5	29.0	13.1	15.9	12.6	7.2	5.4	38.8	51.3	42.5	47.5	321.0	807.4
<i>Anser albifrons</i>	18.0	63.3	19.1	8.9	10.2	9.2	4.9	4.4	26.9	34.5	27.7	28.7	236.7	536.6
<i>Branta canadensis</i>	19.7	76.8	22.4	10.1	12.4	11.9	6.2	5.7	30.4	38.9	31.4	35.4	-	-
<i>Oxyura jamaicensis</i>	7.6	26.6	7.7	2.9	4.8	4.2	2.3	1.9	13.4	13.9	10.6	12.7	82.0	204.6
<i>Anas platyrhynchos</i>	12.5	44.2	13.1	5.6	7.5	7.9	4.2	3.7	18.7	21.3	18.8	20.2	159.7	344.3
<i>Anas strepera</i>	12.0	42.9	12.6	5.3	7.3	7.6	3.9	3.8	19.1	20.6	19.6	19.2	164.4	328.0
<i>Anas crecca</i>	8.0	28.5	8.8	3.8	4.9	5.5	2.8	2.6	12.4	13.5	12.7	13.0	119.3	231.6
<i>Aythya collaris</i>	9.0	33.0	9.8	4.0	5.8	5.6	2.9	2.7	15.1	16.4	14.0	15.3	115.1	256.5
<i>Tadorna tadorna</i>	13.0	45.6	14.3	6.2	8.1	7.8	4.1	3.7	20.1	24.6	20.9	20.9	201.4	411.8
<i>Mergus merganser</i>	12.1	42.3	11.4	4.0	7.4	7.1	3.7	3.4	20.5	21.1	18.9	19.1	-	-
<i>Megapodius freycinet</i>	9.5	28.7	10.4	3.6	6.8	6.6	3.0	3.6	12.6	13.0	14.9	16.5	151.0	303.2
<i>Meleagris gallopavo</i>	15.9	50.4	20.9	6.5	14.4	14.6	5.5	9.2	-	23.2	22.2	30.4	314.3	514.5
<i>Lagopus lagopus</i>	8.5	23.6	10.1	3.7	6.4	6.7	3.0	3.7	13.3	13.1	12.4	14.3	131.7	248.2
<i>Tetrao parvirostris</i>	16.5	42.3	17.8	6.3	11.5	11.9	5.5	6.4	24.9	22.6	21.9	26.2	212.2	425.5
<i>Perdix perdix</i>	6.7	19.2	7.9	2.8	5.1	5.7	2.3	3.4	9.9	10.4	9.6	11.4	105.1	206.4
<i>Coturnix coturnix</i>	4.0	14.6	4.6	1.7	2.9	3.3	1.5	1.8	6.6	7.3	7.5	7.5	70.7	141.0
<i>Podiceps nigricollis</i>	6.5	24.1	6.2	2.0	4.2	3.3	1.9	1.4	9.6	13.1	9.5	11.4	-	-
<i>Podiceps cristatus</i>	9.2	36.9	9.1	3.6	5.5	4.6	2.7	1.8	16.0	19.3	10.6	17.4	-	-
<i>Aechmophorus clarkii</i>	5.3	22.9	6.2	2.0	4.1	3.0	1.9	1.2	8.4	11.9	8.7	11.1	-	-
<i>Tachybaptus ruficollis</i>	7.1	20.2	8.8	3.5	5.2	6.5	2.5	4.0	9.1	12.7	19.2	11.4	178.2	274.3
<i>Syrhaptes paradoxus</i>	4.4	16.2	5.8	2.3	3.5	4.5	1.5	3.0	6.8	8.7	8.8	8.0	93.7	167.6
<i>Ptilinopus regina</i>	8.0	29.2	11.5	4.4	7.0	8.4	2.8	5.6	13.0	16.2	17.6	15.0	164.8	309.9
<i>Ducula rubricera</i>	7.1	23.6	8.9	3.5	5.4	7.5	2.7	4.8	10.7	14.1	18.9	12.3	164.4	269.8
<i>Columba rupestris</i>	7.2	25.8	9.6	3.8	5.9	7.5	2.7	4.8	11.2	14.4	17.0	12.7	160.8	272.7
<i>Columba livia</i>	8.3	30.6	10.2	3.8	6.3	7.6	2.5	5.1	12.0	17.1	14.5	15.7	203.2	367.3
<i>Podargus strigoides</i>	-	-	7.1	2.7	4.4	-	1.7	-	8.0	12.2	14.6	7.6	-	284.1
<i>Chordeiles minor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	LH	edH	dH	LcHp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHm	ULcm	LR	dR	LCMC
<i>Chordeiles acutipennis</i>	35,6	6,3	2,9	10,3	5,6	46,5	4,1	4,5	2,5	1,9	12,1	43,8	1,1	26,1
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	43,5	8,5	4,0	13,0	6,9	54,6	5,1	5,9	2,9	2,1	15,2	51,2	1,4	27,8
<i>Hemiprocne mystacea</i>	22,9	6,2	3,0	9,1	5,5	26,3	3,4	4,3	2,0	2,0	7,2	24,6	1,0	20,0
<i>Hirundapus caudacutus</i>	17,4	6,3	5,2	7,4	6,2	24,2	4,5	5,6	3,1	0,6	4,2	22,9	1,5	25,8
<i>Apus pacificus</i>	11,7	5,1	3,5	5,3	4,2	18,2	3,1	3,9	2,1	0,3	1,6	16,8	1,0	19,2
<i>Aegothales cristatus</i>	28,3	6,0	2,1	7,9	3,7	36,6	2,9	3,3	1,7	1,1	6,5	34,1	1,1	17,9
<i>Centropus milo</i>	56,7	12,2	4,8	13,8	8,4	46,3	6,5	6,5	4,7	2,7	15,2	41,6	2,4	25,1
<i>Eudynamis scolopacea</i>	52,1	10,5	4,2	14,6	6,1	49,7	6,0	6,4	3,7	2,6	13,6	45,1	1,8	24,7
<i>Cuculus canorus</i>	39,3	8,5	3,8	12,6	6,1	41,0	5,6	5,6	3,1	1,8	10,0	37,9	1,7	21,6
<i>Coccyzus americanus</i>	30,3	6,2	2,6	8,3	4,2	29,8	3,5	3,7	2,2	1,5	6,8	27,2	1,0	15,4
<i>Tetrax tetrax</i>	88,5	15,5	6,9	27,0	10,1	92,4	9,5	8,9	4,7	4,5	28,8	87,1	3,3	45,5
<i>Grus canadensis</i>	166,5	28,0	13,2	53,6	23,5	217,9	16,2	15,6	9,1	8,6	61,7	208,4	6,5	92,9
<i>Fulica atra</i>	75,3	10,1	4,4	17,2	13,8	66,8	6,5	6,4	3,9	3,2	17,3	63,0	2,4	41,8
<i>Gallinix cinerea</i>	60,7	9,1	3,7	13,0	8,5	56,6	5,9	5,6	3,4	3,1	17,2	52,6	1,8	36,0
<i>Porphyrio porphyrio</i>	82,3	12,4	5,4	18,1	12,8	76,7	7,9	8,1	4,9	4,1	21,1	71,0	2,8	51,6
<i>Rallus aquaticus</i>	33,2	4,4	2,1	6,2	3,6	26,6	2,9	2,7	1,8	1,4	7,5	24,7	0,9	18,5
<i>Tauraco corythaix</i>	47,3	11,4	3,9	15,8	6,6	43,3	5,3	5,2	3,0	2,4	14,8	39,6	1,8	21,6
<i>Corythaoides concolor</i>	44,0	11,5	4,5	15,7	6,1	44,1	4,9	5,3	3,4	2,8	15,4	40,5	2,2	22,0
<i>Gavia adamsii</i>	199,9	21,0	10,2	62,8	23,2	162,5	14,9	22,2	9,5	8,5	59,1	160,1	5,0	106,1
<i>Gavia stellata</i>	135,4	13,8	6,8	50,0	16,9	110,9	9,5	12,0	6,4	4,3	40,0	108,5	3,4	72,8
<i>Dionedea immutabilis</i>	245,8	20,9	10,1	47,5	22,8	243,8	14,2	13,8	6,0	4,2	73,9	240,5	4,4	95,7
<i>Macronectes giganteus</i>	244,9	26,5	12,3	61,1	27,7	238,6	17,3	16,6	7,7	6,3	70,1	231,8	5,8	103,2
<i>Fulmarus glacialis</i>	110,2	12,8	5,7	27,4	15,0	108,7	9,6	9,4	4,7	2,9	38,6	106,3	2,7	52,8
<i>Pterodroma solandri</i>	102,6	12,1	5,8	22,7	13,0	107,4	9,3	8,8	4,7	2,9	46,6	105,3	3,0	52,6
<i>Puffinus pacificus</i>	99,8	10,5	4,8	21,2	10,1	104,0	7,9	7,4	4,0	2,9	31,3	101,4	2,4	49,6
<i>Puffinus griseus</i>	109,4	11,6	7,2	26,7	11,3	102,8	10,0	9,1	5,1	3,1	15,6	99,7	3,0	57,0
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	42,6	6,8	2,9	9,3	4,8	33,4	5,5	5,3	2,8	0,9	8,8	31,0	1,3	24,2

Especie	LCMCp	LCMCd	HCMC	HCMCa	HCMCp	DCMC	dMCH	H _{lim-ANCIII}	LDI	LDL _I	LDL _{II}	MG	I _{prim}	Lw
<i>Chordeiles acutipennis</i>	4,6	21,5	6,6	2,7	3,9	4,1	1,5	2,6	8,8	12,0	14,3	8,7	130,3	227,7
<i>Caprimulgus carolinensis</i>	6,0	21,9	8,3	3,4	4,8	5,0	1,9	3,1	8,7	14,5	15,4	10,6	149,4	271,1
<i>Hemiprocne mystacea</i>	4,9	15,1	6,9	2,8	4,0	4,6	2,1	2,5	7,1	10,3	12,6	7,5	154,1	224,1
<i>Hirundapus caudacutus</i>	5,8	20,0	8,2	3,9	4,3	5,5	3,6	1,9	9,8	14,0	18,2	9,3	142,4	225,8
<i>Apus pacificus</i>	4,2	15,0	5,6	2,4	3,1	4,3	2,3	2,0	6,6	8,4	12,8	6,4	128,7	183,7
<i>Aegothales cristatus</i>	3,7	14,3	4,5	1,9	2,6	3,5	1,4	2,1	-	8,0	-	6,8	-	161,2
<i>Centropus milo</i>	7,5	17,6	8,7	3,5	5,2	7,2	2,2	5,0	9,9	12,1	9,4	12,2	228,8	338,6
<i>Eudynamis scolopacea</i>	6,2	18,5	8,3	3,0	5,3	5,9	2,2	3,7	9,6	12,0	9,3	11,4	163,5	253,6
<i>Cuculus canorus</i>	5,5	16,0	7,2	3,0	4,2	5,4	1,9	3,5	7,5	11,8	11,0	9,6	185,7	254,6
<i>Coccyzus americanus</i>	4,1	11,3	5,0	2,2	2,8	4,0	1,3	2,7	6,0	8,4	6,4	6,9	107,3	144,7
<i>Tetrax tetrax</i>	11,1	34,5	12,3	4,8	7,5	7,3	2,9	4,4	14,7	19,2	16,3	18,1	159,1	360,7
<i>Grus canadensis</i>	18,3	74,6	20,1	8,2	12,0	11,3	5,9	5,4	23,2	37,9	32,8	36,6	309,7	703,4
<i>Fulica atra</i>	8,2	33,6	8,4	3,3	5,0	5,1	2,8	2,2	14,9	15,6	13,6	14,7	120,3	268,4
<i>Gallinix cinerea</i>	6,9	29,1	7,2	3,1	4,0	4,8	2,4	2,4	12,8	12,4	12,4	12,5	125,3	238,8
<i>Porphyrio porphyrio</i>	9,2	42,4	10,8	4,7	6,1	7,1	3,8	3,3	16,5	19,1	16,6	17,9	170,2	337,0
<i>Rallus aquaticus</i>	3,3	15,3	4,1	1,9	2,2	2,5	1,5	1,1	6,8	6,1	6,0	6,7	-	-
<i>Tauraco corythaix</i>	6,1	15,5	7,7	3,2	4,5	5,6	2,4	3,1	7,1	11,5	9,5	10,4	127,8	195,1
<i>Corythaoides concolor</i>	6,2	15,8	7,4	2,9	4,5	5,3	2,5	2,7	6,6	11,3	8,9	10,9	-	-
<i>Gavia adamsii</i>	41,2	64,9	17,4	4,4	13,0	11,5	6,5	4,9	28,5	32,9	32,0	36,0	210,7	543,1
<i>Gavia stellata</i>	28,5	44,3	11,6	3,6	8,0	8,0	4,3	3,6	20,2	22,4	24,3	24,3	164,2	401,3
<i>Dionedea immutabilis</i>	17,3	78,5	18,6	7,4	11,2	9,1	5,2	3,9	41,7	44,7	49,6	34,8	283,5	819,7
<i>Macronectes giganteus</i>	21,1	82,2	21,5	9,2	12,3	11,7	6,6	5,1	48,5	53,7	-	39,5	-	830,4
<i>Fulmarus glacialis</i>	10,9	41,9	11,4	4,7	7,2	6,6	3,3	3,3	24,5	28,0	33,5	19,6	211,8	436,9
<i>Pterodroma solandri</i>	10,6	42,0	12,3	4,7	7,6	7,1	3,6	3,5	26,4	24,9	32,0	19,6	184,2	397,2
<i>Puffinus pacificus</i>	9,1	40,5	10,5	4,4	6,1	6,0	2,9	3,1	22,1	23,4	24,6	17,5	202,7	433,2
<i>Puffinus griseus</i>	10,5	46,5	11,2	3,8	7,4	6,7	3,6	3,1	28,7	25,9	30,5	20,9	183,2	422,3
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	5,7	18,4	5,9	2,0	3,9	4,1	1,7	2,4	12,4	11,0	13,0	8,8	73,1	158,9

Especie	LH	edH	dH	Lcdp	Leb	LU	epU	edU	dU	Ufcm	ULcm	LR	dR	LCMC
<i>Mycteria americana</i>	172.8	28.7	13.0	50.1	23.2	220.0	16.6	15.1	8.4	7.2	60.5	210.6	6.3	99.3
<i>Platalea ajaja</i>	125.5	20.5	9.2	38.0	15.9	147.8	12.0	11.1	6.4	5.8	50.9	139.9	4.3	69.1
<i>Plegadis chihi</i>	85.0	13.7	5.8	24.5	11.3	96.7	7.7	7.9	4.2	4.4	34.5	91.6	2.7	50.7
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	294.8	39.9	17.9	82.1	46.0	332.6	23.3	21.8	11.7	15.0	153.2	321.7	8.3	137.7
<i>Ardea cinerea</i>	168.7	22.0	9.8	33.9	20.4	199.8	12.5	12.5	6.4	6.4	90.5	198.1	4.2	91.8
<i>Egretta sacra</i>	102.5	14.6	6.0	20.4	11.6	121.7	8.5	8.7	4.2	5.5	43.6	116.3	2.7	56.8
<i>Ixobrychus eurhythmus</i>	56.4	7.4	2.8	10.7	6.5	61.2	4.5	4.3	2.4	2.4	18.5	57.7	1.4	31.9
<i>Ixobrychus cinnamomeus</i>	57.7	7.4	3.0	12.0	7.4	60.8	4.9	4.5	2.6	2.8	18.6	57.4	1.7	34.1
<i>Fregata magnificens</i>	195.5	27.6	11.4	49.2	22.8	244.2	16.5	18.3	8.6	-	-	236.7	5.6	116.9
<i>Fregata minor</i>	181.8	25.2	11.2	48.1	22.6	235.9	16.4	17.4	8.9	8.3	83.0	231.2	5.7	107.2
<i>Sula sula</i>	156.6	18.1	6.3	32.8	21.5	172.5	11.8	11.2	5.8	4.3	53.5	170.2	3.9	68.3
<i>Sula leucogaster</i>	163.7	19.2	6.8	35.7	21.9	177.2	13.1	12.5	6.7	4.3	40.4	173.6	4.3	74.0
<i>Sula bassana</i>	228.6	23.4	8.6	49.6	29.3	197.8	16.1	17.5	8.2	6.0	39.4	192.4	5.6	91.7
<i>Sula serrator</i>	211.2	21.6	7.9	43.3	26.0	183.7	14.8	15.7	7.0	5.0	44.3	179.4	5.4	84.7
<i>Phalacrocorax carbo</i>	156.8	17.4	8.9	40.2	29.0	167.8	11.8	12.2	6.4	5.7	62.7	163.0	4.7	75.0
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	113.6	12.5	6.0	27.6	21.0	117.7	8.3	9.0	4.4	3.9	40.6	116.5	3.6	55.3
<i>Larus argentatus</i>	141.7	17.8	7.4	34.1	22.4	158.6	11.2	12.1	5.6	6.1	49.3	153.2	3.5	79.8
<i>Larus crassirostris</i>	101.9	13.3	5.5	24.1	17.7	116.3	8.6	9.3	4.1	4.6	35.9	112.3	2.8	60.9
<i>Larus pipixcan</i>	75.1	9.9	4.2	17.6	12.7	86.5	6.3	7.1	3.3	3.4	26.8	83.7	2.1	45.5
<i>Thalasseus maximus</i>	90.7	12.2	5.1	21.3	16.7	115.7	8.4	9.0	4.5	4.0	30.6	112.7	2.6	54.8
<i>Chlidonias niger</i>	40.7	5.9	2.6	9.8	7.0	48.1	4.2	4.6	2.3	2.0	12.2	47.0	1.3	26.7
<i>Rynchops niger</i>	77.6	11.1	5.1	19.8	14.1	95.7	7.7	8.3	3.7	2.9	26.2	93.2	2.3	47.9
<i>Stercorarius pomarinus</i>	109.5	14.7	6.5	26.5	19.0	116.7	9.6	10.3	4.7	4.9	36.2	112.9	3.5	58.0
<i>Uria lomvia</i>	92.4	11.0	4.1	41.8	11.1	72.5	10.4	9.4	6.3	2.5	14.1	69.4	3.9	47.0
<i>Uria aalge</i>	86.9	9.1	3.9	39.1	11.0	65.2	10.3	9.0	5.7	2.4	14.1	62.0	3.5	42.5
<i>Fratercula cirrhata</i>	79.1	9.2	3.9	17.2	10.0	63.7	9.7	9.1	5.4	2.5	17.9	61.2	2.8	43.5
<i>Cephus carbo</i>	74.1	8.8	4.0	19.7	11.2	62.6	8.4	8.8	5.2	2.3	10.6	59.6	3.1	42.3

Especie	LCMCp	LCMCd	HCVC	HCVCa	HCVCp	DCMC	dMCII	H _{max} -dMCIII	LDI	LDII ₁	LDII ₂	MG	I _{perin}	Lw
<i>Mycteria americana</i>	16.4	83.0	21.2	9.1	12.2	13.4	5.2	8.2	-	39.6	31.1	35.9	-	-
<i>Platalea ajaja</i>	13.5	55.7	14.8	6.1	8.7	9.0	4.1	4.9	21.7	29.9	22.9	26.0	220.5	481.7
<i>Plegadis chihi</i>	9.6	41.1	10.3	4.0	6.3	6.4	2.9	3.5	15.3	20.6	17.8	17.5	156.7	342.8
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	31.7	106.0	29.9	12.3	17.6	19.7	8.9	10.8	45.8	48.9	47.0	54.2	335.5	908.8
<i>Ardea cinerea</i>	13.9	77.9	15.9	6.0	9.8	9.4	4.4	5.1	23.1	31.8	27.6	30.8	288.9	631.4
<i>Egretta sacra</i>	9.3	47.5	10.9	4.4	6.5	6.3	2.9	3.4	15.9	20.1	19.3	19.3	175.5	370.1
<i>Ixobrychus eurhythmus</i>	5.5	26.4	5.7	2.4	3.3	3.9	1.8	2.1	9.0	10.4	9.7	10.4	95.3	201.1
<i>Ixobrychus cinnamomeus</i>	5.6	28.5	5.9	2.6	3.3	3.9	1.8	2.1	8.8	10.4	9.5	10.8	85.2	213.7
<i>Fregata magnificens</i>	24.5	92.4	26.1	11.3	14.8	12.9	7.4	5.6	39.6	53.4	51.9	39.9	338.7	883.3
<i>Fregata minor</i>	22.4	84.8	25.0	11.0	13.9	12.6	6.7	5.9	37.3	50.3	48.4	38.2	354.9	805.6
<i>Sula sula</i>	15.4	52.9	15.3	5.9	9.5	8.8	4.4	4.4	27.3	30.8	32.8	25.7	240.4	574.2
<i>Sula leucogaster</i>	13.8	60.2	16.6	5.9	10.6	13.1	4.8	8.3	26.9	34.7	33.5	27.9	-	558.9
<i>Sula bassana</i>	19.2	72.5	19.3	6.9	12.4	11.9	5.9	6.0	40.0	46.1	45.6	34.6	-	749.5
<i>Sula serrator</i>	16.5	68.2	18.2	6.8	11.4	11.0	5.3	5.7	36.3	42.5	43.1	31.5	293.8	675.6
<i>Phalacrocorax carbo</i>	14.6	60.4	15.2	5.9	9.2	30.4	3.9	4.3	29.7	30.3	30.4	27.5	176.3	460.2
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	10.8	44.4	10.8	3.9	6.9	6.2	2.9	3.4	21.8	22.9	22.0	19.6	136.1	361.8
<i>Larus argentatus</i>	12.8	67.0	15.6	6.2	9.4	8.6	3.7	4.9	20.6	33.8	34.3	25.5	301.7	616.6
<i>Larus crassirostris</i>	10.1	50.8	12.1	4.7	7.3	7.0	3.0	4.0	15.6	25.5	26.2	19.1	233.4	471.5
<i>Larus pipixcan</i>	7.7	37.8	9.3	3.7	5.6	5.5	2.3	3.2	12.3	19.4	20.9	14.5	185.1	370.6
<i>Thalasseus maximus</i>	10.2	44.5	12.1	4.7	7.3	7.4	3.1	4.3	17.6	26.5	30.1	18.5	253.7	477.4
<i>Chlidonias niger</i>	5.0	21.7	6.4	2.7	3.7	4.1	1.6	2.5	8.2	13.3	15.0	8.9	166.6	273.0
<i>Rynchops niger</i>	8.2	39.7	10.8	4.1	6.7	6.7	3.0	3.7	13.0	25.1	26.4	16.6	248.6	435.6
<i>Stercorarius pomarinus</i>	10.6	47.5	13.2	5.6	7.6	7.3	3.3	4.0	16.2	27.1	25.4	20.5	-	484.0
<i>Uria lomvia</i>	12.3	34.7	11.1	3.7	7.4	7.0	3.2	3.8	17.8	19.9	23.0	17.2	134.7	302.8
<i>Uria aalge</i>	12.9	29.6	10.4	3.6	6.8	6.7	2.9	3.8	18.0	18.5	22.0	15.8	127.7	275.5
<i>Fratercula cirrhata</i>	10.9	32.7	10.1	3.2	6.9	6.5	3.1	3.4	17.3	20.1	21.0	15.5	-	257.2
<i>Cephus carbo</i>	9.8	32.5	9.9	3.1	6.9	6.4	2.8	3.6	17.6	17.5	20.1	15.0	106.2	245.9

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	LH	edH	dH	Lcdp	Leb	LU	epU	edU	dU	UHcm	ULcm	LR	dR	LCMC
<i>Brachyramphus marmoratus</i>	50,7	5,3	2,3	24,6	6,5	39,1	5,9	5,6	3,6	1,3	8,6	37,8	2,2	26,8
<i>Himantopus himantopus</i>	57,8	8,9	3,7	15,0	8,4	63,4	5,7	6,2	3,1	2,8	16,8	60,5	2,2	35,3
<i>Vanellus vanellus</i>	59,2	9,9	4,2	16,4	8,6	70,0	6,5	7,1	3,5	3,5	21,1	66,8	2,2	36,6
<i>Pluvialis squatarola</i>	53,0	7,9	3,6	12,8	7,7	55,8	5,7	6,2	3,3	2,7	15,1	53,0	2,0	30,9
<i>Charadrius dubius</i>	28,0	4,4	1,8	7,1	4,0	31,3	3,0	3,2	1,6	3,7	1,8	29,8	1,9	17,6
<i>Scolopax rusticola</i>	53,7	9,7	4,3	12,2	8,4	60,6	6,7	6,6	3,5	3,7	17,0	55,5	1,9	37,8
<i>Scolopax minor</i>	43,0	7,6	3,0	9,6	6,2	47,9	4,8	4,7	2,3	2,6	14,4	44,7	1,4	35,9
<i>Limosa limosa</i>	55,3	8,4	3,6	12,7	7,1	61,0	5,9	5,9	2,9	2,1	20,4	57,7	1,8	32,4
<i>Tringa glareola</i>	33,6	5,3	2,3	6,9	4,6	36,7	3,5	3,9	2,0	1,7	9,8	34,9	1,1	21,8
<i>Numenius madagascariensis</i>	101,2	13,9	6,0	23,5	14,8	114,2	9,3	9,8	4,6	5,3	34,2	111,1	3,0	55,9
<i>Calidris minuta</i>	23,6	3,7	1,6	4,9	4,0	25,3	2,5	2,7	1,7	1,2	5,0	24,1	0,7	15,0
<i>Actitis hypoleucos</i>	26,8	4,6	2,0	5,7	4,2	28,7	3,1	3,3	1,8	1,5	7,1	27,1	1,0	17,3
<i>Pandion haliaetus</i>	140,1	22,7	9,7	50,3	17,1	178,6	13,3	13,4	7,1	6,3	56,3	173,7	4,3	83,8
<i>Aquila chrysaetos</i>	182,0	32,0	13,2	63,8	28,2	210,3	18,6	17,6	10,1	7,0	62,9	199,0	6,4	98,6
<i>Buteo jamaicensis</i>	111,5	19,7	8,1	38,3	18,2	120,0	11,6	10,6	6,4	5,5	43,0	105,2	3,5	63,9
<i>Accipiter gentilis</i>	96,4	17,5	7,5	32,7	15,2	108,4	11,0	9,9	5,9	4,6	30,6	98,6	3,6	57,3
<i>Accipiter virgatus</i>	42,6	8,3	3,3	13,3	6,5	52,0	5,2	4,7	2,7	2,7	16,7	48,3	1,2	25,8
<i>Circus aeruginosus</i>	101,0	15,9	7,0	33,9	16,0	119,7	9,9	9,3	5,2	3,4	35,4	113,1	3,1	60,7
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	202,1	34,0	14,4	69,9	32,2	234,0	19,3	18,5	9,8	7,4	67,1	222,1	5,6	105,5
<i>Haliaeetus indus</i>	105,9	16,2	6,9	35,8	14,5	123,9	10,0	9,6	5,6	4,4	39,2	118,6	2,9	57,6
<i>Cathartes aura</i>	145,5	28,0	12,1	58,5	18,9	173,6	16,8	16,4	9,1	6,6	55,3	164,6	6,1	80,7
<i>Tyto alba</i>	97,5	15,0	5,9	29,5	13,2	111,5	8,7	7,9	4,5	3,7	24,3	106,8	2,7	50,7
<i>Bubo virginianus</i>	133,2	22,0	8,3	41,1	17,3	147,5	12,3	11,9	6,1	7,7	41,7	134,9	4,6	65,6
<i>Nyctea scandiaca</i>	160,9	25,3	10,0	51,8	20,9	181,8	14,0	14,0	8,1	9,1	55,5	174,5	5,8	84,6
<i>Strix occidentalis</i>	99,0	17,4	6,5	31,8	12,8	109,3	8,9	9,1	5,1	5,4	29,7	104,3	3,3	48,6
<i>Asio otus</i>	80,2	12,5	5,1	25,2	10,6	92,2	7,0	7,0	4,0	4,2	24,9	86,9	2,3	41,6
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	76,0	13,4	5,0	24,5	9,3	87,6	7,7	7,6	3,9	4,7	24,9	83,1	2,6	40,2

Especie	LCMCp	LCMCd	HCMC	HCMCa	HCMP	DCMC	dMCH	H _{m-dMCH}	LDI	LDL _i	LDL _e	MG	L _{prim}	Lw
<i>Brachyramphus marmoratus</i>	7,0	19,8	7,2	2,5	4,7	4,5	2,0	2,5	11,3	12,6	13,5	9,9	76,6	175,8
<i>Himantopus himantopus</i>	6,9	28,4	8,2	3,4	4,9	4,7	2,3	2,4	9,1	15,2	12,3	12,3	155,8	288,3
<i>Vanellus vanellus</i>	7,5	29,1	9,3	3,5	5,8	5,7	2,3	3,5	8,4	14,0	13,3	13,1	166,6	296,4
<i>Pluvialis squatarola</i>	6,2	24,7	8,0	3,1	4,9	4,6	2,2	2,5	8,0	13,3	14,2	11,5	-	-
<i>Charadrius dubius</i>	3,8	13,8	4,4	1,7	2,7	2,4	1,0	1,5	7,3	7,5	7,3	5,9	86,8	155,0
<i>Scolopax rusticola</i>	7,8	30,0	9,0	3,5	5,5	5,4	2,3	3,1	10,3	-	-	12,7	-	260,7
<i>Scolopax minor</i>	6,6	29,4	6,7	2,7	4,0	3,7	1,4	2,2	8,8	9,1	9,3	9,5	85,5	211,0
<i>Limosa limosa</i>	6,7	25,7	7,9	3,2	4,6	4,3	2,0	2,3	8,6	13,2	14,4	11,5	125,9	240,2
<i>Tringa glareola</i>	4,6	17,1	5,4	2,1	3,2	3,0	1,3	1,7	6,0	8,9	9,5	7,4	84,7	167,7
<i>Numenius madagascariensis</i>	11,2	44,7	12,8	5,0	7,8	6,4	3,1	3,4	14,2	23,0	23,3	19,4	213,5	444,5
<i>Calidris minuta</i>	3,1	11,9	4,1	1,5	2,6	2,0	0,9	1,1	4,0	6,8	7,3	5,3	-	-
<i>Actitis hypoleucos</i>	4,0	13,3	4,5	1,9	2,7	2,5	1,0	1,5	5,1	7,4	7,6	5,9	-	-
<i>Pandion haliaetus</i>	16,1	67,8	17,9	7,6	10,3	9,8	4,9	5,0	26,4	37,7	31,1	29,8	319,1	670,4
<i>Aquila chrysaetos</i>	18,7	79,9	25,4	10,7	14,7	16,3	6,4	9,9	32,1	33,4	25,5	38,4	395,2	766,7
<i>Buteo jamaicensis</i>	12,5	51,4	16,0	7,0	9,0	9,8	4,2	5,6	20,2	23,7	16,2	23,9	303,7	549,3
<i>Accipiter gentilis</i>	9,8	47,5	14,3	6,3	8,0	8,6	3,7	5,0	18,4	19,4	13,4	21,4	234,7	412,9
<i>Accipiter virgatus</i>	4,9	20,8	7,0	3,2	3,8	4,4	1,7	2,7	8,6	9,6	6,9	9,7	119,9	207,1
<i>Circus aeruginosus</i>	10,0	50,8	13,9	6,4	7,5	8,1	3,2	4,9	17,3	24,0	17,9	20,9	275,3	488,6
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	20,2	85,3	25,5	10,2	15,3	15,9	6,6	9,2	33,3	40,8	27,7	40,8	-	-
<i>Haliaeetus indus</i>	11,2	46,4	13,8	5,9	8,0	8,9	3,6	5,4	18,6	22,8	17,1	21,7	294,5	527,4
<i>Cathartes aura</i>	19,6	61,1	22,4	9,8	12,6	15,1	7,1	8,0	26,0	34,1	29,9	34,2	375,6	714,7
<i>Tyto alba</i>	9,7	41,0	10,8	4,7	6,1	7,4	2,6	4,8	15,5	20,3	20,5	18,4	211,8	424,0
<i>Bubo virginianus</i>	13,3	52,3	14,5	5,5	9,0	10,4	4,0	6,5	20,2	25,7	20,8	25,6	271,3	550,0
<i>Nyctea scandiaca</i>	16,0	68,6	17,8	6,6	11,2	12,2	5,1	7,1	25,4	34,1	27,1	31,8	295,2	637,5
<i>Strix occidentalis</i>	10,2	38,3	12,0	4,4	7,6	8,9	3,1	5,9	16,1	20,5	-	19,4	-	409,1
<i>Asio otus</i>	8,1	33,5	9,0	3,6	5,4	7,0	2,4	4,6	13,0	18,6	16,0	15,7	222,2	402,8
<i>Ninox novaeseelandiae</i>	8,3	31,9	9,4	3,4	6,1	7,0	2,6	4,4	13,4	17,4	13,1	15,4	182,7	333,0

Especie	LH	edH	dH	Lcdp	Leb	LU	epU	edU	dU	UHem	Ulem	LR	dR	LCMC
<i>Aegolius funereus</i>	47,5	8,4	3,2	15,6	6,7	54,9	4,5	4,6	2,5	2,7	13,6	52,0	1,5	23,7
<i>Upupa epops</i>	34,5	8,0	3,2	12,3	5,1	47,0	5,2	5,0	2,6	1,3	10,1	42,6	1,5	20,5
<i>Dryocopus martius</i>	54,8	13,0	5,4	19,8	7,5	65,3	7,7	7,7	4,3	2,4	13,8	58,3	2,3	30,5
<i>Colaptes auratus</i>	40,1	8,6	3,3	13,1	5,6	47,4	5,6	5,4	2,8	1,6	9,0	42,7	1,0	-
<i>Colaptes chrysoides</i>	39,2	8,9	3,3	12,2	5,4	47,0	5,3	4,9	2,7	1,8	10,4	42,3	1,1	21,2
<i>Picoides tridactylus</i>	28,2	6,6	2,6	8,6	3,8	32,8	3,8	3,9	2,1	1,5	7,0	29,6	0,9	15,6
<i>Alcedo atthis</i>	24,1	4,5	1,8	5,0	2,9	30,8	3,1	2,8	1,4	1,5	8,1	29,0	0,9	12,3
<i>Megasceryle alcyon</i>	49,7	8,9	3,7	14,4	6,9	61,1	5,7	6,0	2,9	2,5	16,2	57,8	1,2	27,0
<i>Dacelo novaeguineae</i>	68,3	11,9	4,6	17,3	9,6	84,9	7,0	7,4	4,0	3,1	24,4	80,5	2,3	33,4
<i>Coracias garrulus</i>	54,6	9,3	3,9	15,9	6,5	65,6	5,6	6,2	3,0	2,5	20,7	61,8	1,9	29,5
<i>Merops apiaster</i>	31,8	6,1	2,7	8,6	4,6	39,8	4,3	4,0	2,3	1,5	11,9	36,8	1,1	18,6
<i>Falco peregrinus</i>	83,7	16,7	7,5	29,2	16,8	98,6	11,6	11,3	6,5	5,8	31,7	91,1	2,3	59,0
<i>Falco subbuteo</i>	56,1	10,3	4,6	18,7	10,6	64,3	7,0	7,0	4,1	3,3	21,3	59,6	1,8	37,8
<i>Falco vespertinus</i>	50,7	8,6	3,7	15,8	8,5	58,0	5,8	5,9	3,5	2,6	17,1	53,9	1,4	32,9
<i>Ara ararauna</i>	80,2	16,8	8,1	23,7	14,5	102,2	10,5	11,5	5,9	4,6	25,3	94,9	3,8	60,7
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	37,0	7,7	3,7	10,9	6,1	41,4	5,1	5,9	3,3	2,3	11,0	37,8	1,7	29,2
<i>Trichoglossus haematodus</i>	31,8	7,0	3,4	8,5	5,4	35,6	4,4	5,3	3,0	2,1	10,3	32,2	1,6	26,2
<i>Psephenus haematotonus</i>	25,4	5,6	2,7	6,0	3,8	28,8	3,3	3,8	2,2	1,9	9,2	26,4	1,1	20,1
<i>Cacatua alba</i>	82,0	15,0	6,2	23,8	15,1	95,6	8,5	9,2	4,6	5,0	25,8	89,9	3,4	49,4
<i>Eolophus roseicapillus</i>	59,9	11,7	5,4	17,2	10,6	72,5	7,2	7,9	4,1	4,3	22,7	67,1	2,5	45,3
<i>Tyrannus tyrannus</i>	25,3	5,8	2,5	6,6	3,9	36,2	4,1	3,9	1,9	0,8	6,6	33,1	1,0	18,1
<i>Contopus cooperi</i>	20,3	5,0	2,1	5,3	3,5	29,2	3,4	3,3	1,7	0,8	5,4	26,2	0,5	15,1
<i>Pitta moluccensis</i>	34,1	7,1	2,8	7,3	5,2	41,5	4,7	4,3	2,4	1,4	11,1	37,8	1,2	19,6
<i>Corvus corax</i>	97,6	21,7	9,0	32,1	15,9	118,8	14,0	13,8	7,2	2,8	24,4	108,9	3,3	65,3
<i>Corvus corone</i>	68,9	15,9	6,4	22,9	11,4	82,9	10,4	9,8	5,3	2,0	17,5	75,0	2,2	45,5
<i>Pica pica</i>	45,3	11,4	4,2	14,2	6,7	54,4	7,4	6,7	3,7	1,4	15,0	48,3	1,2	28,5
<i>Alauda arvensis</i>	24,8	5,1	2,3	7,0	4,0	31,7	3,9	3,5	2,0	0,8	6,1	28,6	0,7	16,8

Especie	LCMCp	LCMCd	HCMC	HCMCa	HCMCp	DCMC	dNCII	H _{max} -dNCIII	LDI	LDII ₁	LDII ₂	MG	L _p rim	Lw
<i>Aegolius funereus</i>	5,2	18,4	5,9	2,3	3,6	4,6	1,8	2,9	7,7	10,2	8,0	9,8	124,7	209,3
<i>Upupa epops</i>	3,9	16,6	5,8	2,2	3,6	5,7	1,8	3,9	6,0	9,7	5,8	8,9	107,7	184,2
<i>Dryocopus martius</i>	6,1	24,4	9,9	4,0	5,9	6,5	2,4	4,1	8,8	16,0	7,9	13,5	183,5	289,8
<i>Colaptes auratus</i>	-	-	6,2	2,5	3,7	4,4	1,6	2,8	5,0	10,9	6,0	7,8	-	193,3
<i>Colaptes chrysoides</i>	4,3	16,9	6,2	2,3	3,9	4,3	1,9	2,4	5,5	11,5	9,3	9,3	-	-
<i>Picoides tridactylus</i>	3,7	12,0	5,1	2,0	3,1	3,4	1,4	2,0	2,7	9,4	4,0	6,9	93,7	150,2
<i>Alcedo atthis</i>	2,9	9,4	3,7	1,2	2,4	2,6	1,1	1,5	3,3	6,1	4,9	5,4	53,7	103,3
<i>Megasceryle alcyon</i>	5,1	21,9	7,6	2,3	5,3	4,5	2,1	2,5	6,5	12,0	9,2	11,0	119,4	228,9
<i>Dacelo novaeguineae</i>	7,4	25,9	9,0	3,0	6,1	6,2	2,8	3,3	7,8	13,7	10,7	14,7	163,4	301,6
<i>Coracias garrulus</i>	5,9	23,6	8,1	3,4	4,6	5,0	2,3	2,7	8,1	13,1	10,5	11,9	149,7	269,2
<i>Merops apiaster</i>	3,2	15,4	5,6	2,0	3,6	3,4	1,5	1,9	5,4	11,4	5,1	7,8	106,2	189,6
<i>Falco peregrinus</i>	11,8	47,1	15,8	6,5	9,3	9,1	4,2	4,9	20,7	21,9	23,6	21,5	238,5	458,0
<i>Falco subbuteo</i>	7,3	30,5	10,5	4,3	6,2	6,0	2,7	3,3	12,1	15,0	14,2	13,8	-	-
<i>Falco vespertinus</i>	6,4	26,6	8,5	3,7	4,9	5,1	2,6	2,5	10,5	12,5	14,9	12,2	-	-
<i>Ara ararauna</i>	12,9	47,8	15,9	6,6	9,3	10,0	4,6	5,5	18,2	22,6	24,3	21,9	274,8	461,5
<i>Chalcopsitta cardinalis</i>	6,1	23,1	7,8	3,3	4,5	4,9	2,3	2,6	9,4	10,7	11,5	10,3	132,0	225,7
<i>Trichoglossus haematodus</i>	5,4	20,7	6,9	2,9	4,0	4,6	2,2	2,4	8,6	9,6	10,7	9,4	111,0	194,6
<i>Psephenus haematotonus</i>	4,6	15,6	5,0	2,1	2,9	3,3	1,5	1,7	6,2	7,4	7,5	7,1	87,1	149,4
<i>Cacatua alba</i>	9,9	39,6	11,8	4,7	7,1	8,7	3,4	5,3	14,6	16,5	17,0	18,3	224,9	414,2
<i>Eolophus roseicapillus</i>	8,3	37,0	10,4	4,1	6,2	6,7	3,0	3,7	12,7	16,1	16,0	15,3	179,8	336,2
<i>Tyrannus tyrannus</i>	3,6	14,5	4,6	1,7	2,9	3,0	1,3	1,7	4,4	7,6	-	6,9	-	147,4
<i>Contopus cooperi</i>	3,1	12,0	3,9	1,5	2,3	2,7	1,2	1,5	3,8	6,6	5,8	5,8	82,3	133,8
<i>Pitta moluccensis</i>	4,0	15,6	5,0	1,8	3,3	3,5	1,8	1,7	5,8	8,2	6,8	8,3	91,0	162,6
<i>Corvus corax</i>	11,9	53,4	16,1	6,5	9,6	11,0	5,1	5,9	16,5	33,7	21,0	25,1	320,3	533,4
<i>Corvus corone</i>	8,9	36,6	11,4	4,1	7,3	7,6	3,6	4,1	10,9	21,7	13,5	17,8	237,9	393,7
<i>Pica pica</i>	6,3	22,2	7,7	2,7	5,0	5,6	2,5	3,1	7,1	13,5	7,5	11,9	160,2	255,9
<i>Alauda arvensis</i>	3,0	13,8	4,1	1,4	2,7	2,8	1,5	1,3	4,1	8,9	3,8	6,7	81,6	135,4

ECOMORFOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DEL APARATO VOLADOR AVIANO: IMPLICACIONES AERODINÁMICAS EN EL VUELO DE LAS AVES BASALES

Especie	LH	cdH	dH	Lcbp	Lcb	LU	epU	edU	dU	UHcm	ULcm	LR	dR	LCMC
<i>Melanocorypha mongolica</i>	27,8	5,5	2,3	7,1	3,8	33,0	4,0	3,7	2,1	0,8	7,1	30,0	0,9	17,4
<i>Cinclus mexicanus</i>	22,1	5,5	2,1	5,4	3,5	24,8	4,0	3,5	1,9	0,7	7,1	23,0	0,9	15,9
<i>Progne subis</i>	20,7	5,8	2,4	6,6	4,3	31,1	3,7	4,0	2,2	0,8	7,8	28,4	1,1	17,9
<i>Deilechthon dasypus</i>	12,8	4,0	1,7	4,0	2,6	19,8	2,9	2,7	1,4	0,4	3,8	17,1	0,8	11,9
<i>Tachycineta bicolor</i>	14,5	4,3	1,8	4,5	3,0	23,2	3,2	2,9	1,6	0,5	4,0	21,4	0,8	12,5
<i>Macronyx croceus</i>	26,1	6,0	2,3	6,4	3,7	32,5	4,6	3,7	2,1	0,8	9,3	29,1	0,7	15,7
<i>Anthus spinoletta</i>	20,0	4,7	1,9	5,6	3,0	25,8	3,3	2,8	1,6	0,7	6,8	23,0	0,8	12,4
<i>Monticola saxatilis</i>	17,4	3,9	1,6	4,2	2,2	23,3	2,9	2,7	1,4	0,6	5,6	21,1	0,5	11,7
<i>Monticola cinerea</i>	17,5	3,9	1,7	4,5	2,8	22,9	3,1	2,6	1,4	0,5	5,6	20,8	0,7	11,8
<i>Prinella modularis</i>	16,7	4,1	1,5	4,7	2,5	18,7	2,8	2,3	1,3	0,5	3,2	16,5	0,4	9,8
<i>Turdus ruficollis</i>	28,5	6,8	2,9	7,8	4,3	36,1	5,1	4,5	2,5	0,9	8,0	32,2	0,6	19,4
<i>Turdus iliacus</i>	24,6	6,1	2,4	6,3	4,1	31,0	4,3	3,9	2,1	0,9	7,1	27,4	0,6	17,1
<i>Catharus fuscescens</i>	20,4	4,7	2,0	5,5	2,9	26,2	3,2	3,2	1,6	0,6	4,7	23,6	0,6	13,4
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	19,6	4,5	1,7	4,4	2,7	24,4	3,3	3,0	1,5	0,6	5,4	21,8	0,4	13,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	12,6	3,3	1,2	3,4	2,0	16,7	2,1	2,1	1,0	0,4	3,1	14,8	0,3	9,1
<i>Monticola saxatilis</i>	23,9	6,1	2,3	6,7	3,1	31,5	4,3	3,9	2,1	0,9	8,4	28,0	1,1	17,1
<i>Oenanthe oenanthe</i>	19,0	4,7	1,8	5,5	3,1	26,5	3,1	3,1	1,6	0,6	6,0	24,2	0,6	14,0
<i>Erihacus rubecula</i>	15,7	4,1	1,5	4,2	2,2	19,6	2,5	2,4	1,2	0,5	2,2	17,5	0,5	9,5
<i>Ariamus minor</i>	16,6	4,3	1,9	4,4	2,6	24,1	2,9	2,8	1,5	0,6	4,5	21,7	0,5	12,7
<i>Ariamus personatus</i>	20,6	5,4	2,3	5,4	3,9	28,0	4,1	3,4	1,9	0,7	5,1	24,8	0,4	16,3
<i>Sturnus vulgaris</i>	27,2	6,3	2,7	6,4	4,4	33,3	4,8	4,2	2,4	1,2	8,9	29,2	0,6	19,0
<i>Lanius minor</i>	24,1	5,7	2,1	6,3	3,5	30,2	3,8	3,6	1,8	0,8	7,4	27,0	0,6	16,5
<i>Parus major</i>	16,6	4,4	1,6	5,1	2,5	19,4	2,4	2,4	1,3	0,6	3,3	17,4	0,6	9,4
<i>Emberiza schoeniclus</i>	18,3	4,5	1,7	4,6	2,6	22,3	3,1	2,7	1,4	0,6	3,9	19,3	0,6	11,2
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	23,6	5,7	2,3	5,8	3,6	28,4	4,0	3,7	2,0	1,0	9,4	25,0	0,5	15,3
<i>Carpodacus erythrinus</i>	17,5	4,5	1,7	4,5	2,7	22,3	2,9	2,8	1,5	0,6	4,5	19,9	0,4	11,7
<i>Quiscalus major</i>	40,9	9,6	3,4	10,7	5,3	48,5	7,0	5,8	3,1	1,5	13,1	43,3	1,2	25,8
<i>Sturnella magna</i>	31,2	6,9	2,7	7,6	4,9	35,7	5,0	4,2	2,5	1,0	9,3	31,5	0,9	18,3

Especie	LCMCp	LCMCd	HCMC	HCMCa	HCMP	DCMC	dCMCII	H _{max} -dCMCIII	LDI	LDI ₁	LDI ₂	MG	I _{prim}	Lw
<i>Melanocorypha mongolica</i>	3,4	14,0	4,4	1,4	3,0	3,2	1,6	1,7	4,0	9,4	3,9	7,0	93,7	167,0
<i>Cinclus mexicanus</i>	3,5	12,4	4,0	1,1	2,9	3,0	1,5	1,5	3,5	7,2	3,0	6,1	65,0	118,2
<i>Progne subis</i>	4,0	13,8	5,2	2,0	3,2	4,1	1,8	2,3	6,1	12,0	6,5	7,0	-	179,4
<i>Deilechthon dasypus</i>	2,8	9,1	3,7	1,4	2,3	3,0	1,4	1,6	4,1	8,5	4,7	4,7	78,4	123,5
<i>Tachycineta bicolor</i>	3,0	9,5	3,9	1,6	2,3	2,9	1,3	1,6	4,0	8,8	4,1	5,0	92,1	129,6
<i>Macronyx croceus</i>	3,6	12,1	4,3	1,5	2,8	3,1	1,5	1,5	4,9	7,6	3,8	6,8	81,6	126,9
<i>Anthus spinoletta</i>	2,6	9,7	3,3	1,1	2,2	2,4	1,2	1,1	3,2	6,3	2,6	5,4	76,6	108,9
<i>Monticola cinerea</i>	2,3	9,4	2,9	1,0	1,9	2,2	1,0	1,2	3,0	6,3	-	4,7	-	100,8
<i>Prinella modularis</i>	2,2	9,6	2,9	1,1	1,7	2,2	1,0	1,1	3,2	6,3	-	4,8	-	100,8
<i>Prinella modularis</i>	2,2	7,6	2,7	0,9	1,8	2,1	0,9	1,1	2,6	5,1	2,5	4,2	55,7	86,3
<i>Turdus ruficollis</i>	3,9	15,5	5,0	1,7	3,3	3,9	1,9	2,0	5,0	9,9	4,4	8,0	96,7	173,6
<i>Turdus iliacus</i>	3,5	13,5	4,4	1,6	2,7	3,3	1,5	1,8	4,3	8,7	3,8	6,8	93,0	143,1
<i>Catharus fuscescens</i>	2,8	10,7	3,6	1,3	2,3	2,8	1,1	1,7	3,5	7,3	3,1	5,4	79,3	124,1
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	2,9	10,7	3,5	1,3	2,2	2,6	1,3	1,4	3,9	7,3	3,5	5,3	74,2	125,6
<i>Phylloscopus trochilus</i>	1,9	7,2	2,2	0,8	1,4	1,9	1,0	0,9	2,3	5,0	2,7	3,6	49,8	77,7
<i>Monticola saxatilis</i>	3,6	13,5	4,4	1,4	2,9	3,4	1,5	1,4	4,1	9,2	4,4	6,7	92,8	148,9
<i>Oenanthe oenanthe</i>	2,7	11,3	3,2	1,2	2,0	2,6	1,2	1,4	3,5	7,6	-	5,4	-	118,1
<i>Erihacus rubecula</i>	2,1	7,5	2,7	0,9	1,8	2,0	0,9	1,2	2,3	5,0	2,5	4,1	53,4	90,2
<i>Ariamus minor</i>	2,5	10,2	3,3	1,0	2,3	2,5	1,1	1,4	3,3	7,6	3,4	5,0	83,0	123,8
<i>Ariamus personatus</i>	3,1	13,2	4,1	1,5	2,6	-	1,6	-	3,6	9,0	4,3	6,3	90,5	137,8
<i>Sturnus vulgaris</i>	4,0	15,0	4,9	1,8	3,1	3,7	1,9	1,7	5,3	10,2	4,9	7,7	92,2	151,1
<i>Lanius minor</i>	3,7	12,8	4,3	1,5	2,8	3,1	1,4	1,7	4,1	8,9	4,9	6,3	91,1	148,8
<i>Parus major</i>	2,2	7,2	2,9	0,9	2,0	2,1	1,0	1,1	2,4	4,9	2,8	4,3	-	79,8
<i>Emberiza schoeniclus</i>	2,4	8,8	3,1	1,1	2,0	2,1	1,0	1,2	3,1	5,6	3,4	4,7	52,3	99,0
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	3,5	11,7	4,4	1,6	2,8	3,2	1,5	1,7	4,0	7,9	3,3	6,4	72,9	128,5
<i>Carpodacus erythrinus</i>	2,5	9,3	3,1	1,1	2,0	2,4	1,2	1,2	3,2	6,4	2,8	4,9	59,9	101,9
<i>Quiscalus major</i>	5,3	20,5	6,8	2,3	4,5	4,7	2,5	2,3	6,7	12,4	6,2	10,5	128,2	220,2
<i>Sturnella magna</i>	7,8	10,5	4,9	1,7	3,2	7,2	1,9	5,3	5,3	9,1	4,8	8,0	76,7	143,2

La portada de este libro ha sido realizada por Óscar Sanisidro. En la contraportada aparece la fotografía del holotipo de *Concornis lacustris* (LH-2814), procedente del yacimiento de Las Hoyas (Cuenca). Realizada por F.J. Serrano en el laboratorio de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid.